DIE EMBRYONALE ENTWICKELUNG

VON

SALMO SALAR.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER

PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT FREIBURG IM BREISGAU

VON

ERNST ZIEGLER

AUS FREIBURG I. B.

FREIBURG I. B.

UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON CHR. LEHMANN.

Unveränderlicher Lichtdruck von J. Baeckmann in Karlsruhe.

1882.

DIE EMBRYONALE ENTWICKELUNG

VON

SALMO SALAR.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER

PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT FREIBURG IM BREISGAU

VON

ERNST ZIEGLER

AUS FREIBURG I. B.

FREIBURG I. B.

UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON CHR. LEHMANN.

Unveränderlicher Lichtdruck von J. Baeckmann in Karlsruhe.

1882.

Es freut mich, dass mir hier bei meiner ersten Veröffentlichung eine Gelegenheit gegeben ist, meinem hochverehrten Lehrer, dem Herrn Geh. Hofrath Professor Dr. Weismann für den anregenden und leitenden Einfluss, welchen er immer auf meine Studien hatte, meinen besten Dank auszudrücken.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550801_0047

Es liegen über die Entwicklung der Knochenfische eine ziemliche Anzahl mehr oder weniger umfassender Arbeiten vor, aber es findet sich darin so viel Widerspruch, dass man über die wichtigsten Vorgänge keine sichere Ansicht gewinnen kann.

Ich möchte hier einen fortlaufenden kurzen Abriss der Entwicklungsgeschichte des Lachses bis zur Anlage der wichtigsten Organe geben, diejenigen strittigen Punkte aber, in welchen mich meine Untersuchungen zu einer sicheren Ueberzeugung geführt haben, einer ausführlicheren Darstellung unterwerfen. So soll insbesondere die Schichtenbildung eingehender erörtert werden. Neue Entdeckungen waren in einem so viel durchforschten Gebiet nicht zu erwarten, aber ich glaube doch, dass es für die Wissenschaft nicht ganz werthlos ist, dass ich die Summe der empirischen Beobachtungen etwas vermehrt habe.

Vorbemerkungen über das Material und die Behandlungsmethode desselben.

Die Lachseier erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Oberbürgermeister Schuster, von der Fischzuchtanstalt auf dem Selzenhof bei Freiburg i. Br. Dieselben kamen erst einige Stunden nach der am Rhein vorgenommenen Befruchtung in meine Hände und wurden in einen sogenannten californischen Bruttrog gesetzt, dessen Wasser durch einen aus der Wasserleitung fortwährend zufliessenden Strahl von Bleistiftdicke erneuert wurde. Die Temperatur in dem Apparate betrug etwa 10° C. Nach einigen Tagen jedoch begannen Pilze die Eier zu tödten, so dass die erste Abtheilung nach 12, die zweite nach 15 Tagen zu Ende ging. Aeltere Stadien erhielt ich aus der Fischzuchtanstalt.

Zur Härtung der Lachseier wurde, nachdem verschiedene andere Härtungsmittel ebenfalls versucht worden waren, Lösungen von

Chromsäure und chromsaurem Kali verwendet und zwar meistens $^1/_2$% Chromsäurelösung zwei Tage lang einwirkend. 1% Chromsäurelösung, während 24 Stunden wirkend, gibt den gleichen Erfolg, aber sie wurde nur zuweilen gebraucht, weil die Gefahr der Deformation des Eies und des Embryo's durch das Härtungsmittel grösser ist. Zu stark gehärtete Eier zerbröckelten leicht in pyramidenähnliche Stücke und zwar in Folge radiärer Risse, deren Form zeigte, dass der in der Mitte des Eies befindliche Dotter stärker contrahirt wurde, als der protoplasmareichere in der peripheren Zone. 5%iges chromsaures Kali, welches für die jungen Stadien ebenfalls benützt wurde, gibt nach 8 Tagen eine den Dotter eher lederartig als bröckelig machende Härtung. Nachdem die Chromsäure während 2—3 Tagen in Wasser ausgezogen war, kamen die Eier zur Färbung in eine wässrige Cochenille-Alaunlösung (angegeben im Archiv für mikrosc. Anatomie Bd. 18, p. 412) oder in Picrocarmin. Nach einer weiteren Härtung in Alkohol wurden sie in die Calberla'sche Masse (Morpholog. Jahrbuch, 2. Band 1876, S. 445) eingebettet und mit einem Schlittenmicrotom in vollständige und geordnete Schnittserien zerlegt. Die Dicke der Schnitte hing vor Allem von dem Gelingen der Härtung ab und betrug bei den bessern Schnittserien durchschnittlich etwa 0,05 m/m.

Die Eier von Rhodeus amarus, die ich zur Vergleichung mit der Salmonidenentwicklung untersuchte, waren das einzige frische Material, welches ich im verflossenen Sommer hier in Freiburg erhalten konnte. Sie wurden aus den Kiemen von Muscheln (Anadonta und Unio) herausgenommen, welche theils aus den Aquarien des zoologischen Instituts, theils aus einem Bache bei Neuershausen an der Dreisam stammten. Die Eihaut ist hier zwar durchsichtig, der Dotter aber undurchsichtig; in Folge dessen lässt sich während der frühen Stadien am unverletzten Ei wenig beobachten, so dass auch hier fast nur von Schnittserien ein Resultat zu erwarten war. Die Eier wurden ähnlich wie die Lachseier behandelt.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Wiedersheim erhielt ich Eier von Syngnathus acus in verschiedenen Entwicklungsphasen, welche Calberla in Messina gesammelt, durch Chromsäure gehärtet und in Alkohol conservirt hatte. Ich konnte sie leider nur wenig verwerthen, weil sie etwas zu hart waren.

I.

Das reife unbefruchtete Ei und die Befruchtung.*)

Das reife Ei des Lachses hat einen Durchmesser von 6, das der Forelle von 4—5 m/m. Beide sind von einer Kapsel umgeben, welche dem frischen Ei leicht gefaltet dicht anliegt; dieselbe ist von feinen Poren durchbrochen, welche dem Querschnitt ein radiär gestreiftes, der Oberfläche ein fein punktirtes Aussehen geben. Eine in einer flachen uhrglasförmigen Einsenkung gelegene Micropyle, deren Oeffnung genau wie ein Trichter aus konischem oberen Theil und engem Kanal besteht, gestattet den Samenelementen den Eintritt. Beim Lachs kann, wie dies auch Hoffmann bei mehreren Fischen aus verschiedenen Familien fand, auf einmal nur ein einziges Spermatozoon in die Micropyle eindringen, bei der Forelle aber ist nach Balbiani (No. 2 S. 41) der Kanal im Vergleich zum Kopf eines Samenfadens weiter und es finden sich mehrere Spermatozoen gleichzeitig in demselben.

Am Ei selbst lässt sich wie bei einer Amöbe eine mehr protoplasmatische Rindenschichte von dem an Nahrungsmaterial reicheren Innern unterscheiden.

Die erstere besteht aus einer halbflüssigen, zähen Masse, die fein granulirt erscheint. Sie enthält eine grosse Anzahl blasse rundliche Körper (beim Lachsei 8—20 μ gross), welche His als „Rindenkerne“ bezeichnet. Er sieht sie als Kerne von jenen Leucocyten an, die während der Eientwicklung in das Ei eindringen und den Dotter desselben liefern sollen. Diese Ansicht hat namentlich in Bezug auf das Hühnerei, für welches sie in homologer Weise aufgestellt worden war, von einer Reihe gründlicher Forscher energischen Widerspruch erfahren. Von der Genese des Fischeies haben Waldeyer, Eimer, Hoffmann und speziell in Bezug auf das Forellenei Lereboullet Darstellungen gegeben, die mit der so allgemein

*) Mit Benützung der Arbeiten von His, Ransom, Oellacher und Balbiani (12, 25, 22, 23, 2).

bestätigten Auffassung des Eies als einer Zelle ganz im Einklang und daher mit den Deutungen von His im Widerspruch stehen.

Professor Miescher behauptet, dass diese Rindenkerne das chemische Verhalten der Zellkerne zeigten, indem sie sich durch ganz besonders hohen Phosphorgehalt auszeichneten und gegen Verdauungsflüssigkeit widerstandsfähig seien; aber auch wenn dies richtig ist, dürfte bei dem niedern Stand unserer chemischen Kenntnisse hinsichtlich der Eiweisskörper überhaupt daraus kaum die Identität dieser Elemente mit Kernen geschlossen werden. Wenn diese Körper eine so hohe morphologische Bedeutung hätten, so wäre es sehr auffallend, dass sie nur bei Salmo gefunden sind, während von manchen Teleostiereiern ausdrücklich behauptet wird, dass der klare Dotter mit der Rindenschicht ausser einer oder mehrerer Oelkugeln keine Einschlüsse enthalte. (S. van Beneden No. 4, Haeckel No. 8, Hoffmann No. 11.) Nach His sollen diese Kerne das chemische Material liefern für die Kerne der Zellen, die später im Dotter gefunden werden; es könnte dies nur eine physiologische, aber sicher keine morphologische Bedeutung haben; denn den späteren Kernen im Dotter kommt nach den neuesten Untersuchungen ein anderer Ursprung zu. Ich schliesse mich daher Balbiani an, wenn er sagt: „il est bien plus probable que ces prétendus noyaux ne sont que des vésicules de nature albuminoide.“

In und unter der Rindenschicht liegen zahlreiche Oeltropfen von verschiedener Grösse (beim Lachs von 0,02—0,25 m/m). Lässt man den Inhalt eines Eies ausfliessen, so sieht man diese theilweise von Fetzen der Rindenschicht („Tropfenträger“ nach His)*), theilweise nur einfach von der Dotterflüssigkeit umgeben. Nach einiger Zeit sieht man die grösseren Tropfen plötzlich bedeutend grösser und heller werden. His, der diese Erscheinung besonders bei Beobachtung des Inhalts in Jodserum oder Salzwasser gesehen hat, schreibt dieselbe einer Aufnahme von Wasser, einer Quellung zu und bezweifelt die Fettnatur der Kugeln. Da aber das gleiche auch stattfindet, wenn keine wässrige Flüssigkeit zugesetzt wurde und da, wie Balbiani behauptet und meine Erfahrungen bestätigen, die Substanz

*) Man kann im ausgeflossenen Einhalt durch passende Bewegung einer Nadel die Oeltropfen zur Theilung oder zum Zusammenfliessen bringen; die neuen Oeltropfen zeigen wie die alten das Phänomen des Platzens. Es kann aber kein „Tropfenträger“, der „gesprengt“ würde, existiren.

mit Wasser sich nicht mischt, so ist diese Auffassung unhaltbar. Eine Reihe von Versuchen hat mir gezeigt, dass die folgende Erklärung die richtige ist, und ich sah dann, dass Balbiani zu einem ganz ähnlichen Resultat gekommen war. Die Schichte der Rinden- oder Dottersubstanz, welche bei der Entleerung des Eies jeden Oeltropfen umgiebt, verhindert, dass sich die Kugel abflache, wie sie es in Folge ihres geringeren spezifischen Gewichtes an der Oberfläche zu thun bestrebt ist. Allmälig fliesst aber die zähe Masse seitlich über die Kugel herunter, oder wird in Folge einer wässrigen Zusatzflüssigkeit dünnflüssiger; daher vermag sie in einem bestimmten Moment die Abflachung der Kugel nimmer hintanzuhalten und man sieht plötzlich den Tropfen zerfliessen, d. h. den Umfang des Kreises grösser und die Farbe heller werden.

Der Keim des reifen Eies kann aufgefasst werden als eine Verdickung der Rindenschicht, welche nur am untern Rande Rindenkerne und Oeltropfen enthält.*) Er liegt unter der Mikropyle.

Die Dotterflüssigkeit ist eine klare dickflüssige Substanz, die bei der Berührung mit Wasser sofort gerinnt; Ransom (25) und namentlich Valenciennes und Fremy (Comptes rendus de l'Acad. des sc. T. 38, 1834, S. 528 u. ff.) haben ihre Zusammensetzung zu erkennen versucht, aber über die eigentliche chemische Natur existirt nur die Angabe von His, dass die bei Wasserzusatz entstehende weisse Trübung durch ausfallendes Vittelin bewirkt wird. (Vittelin lässt sich in Albumin und Lecithin zerlegen und das letztere ist einer der wenigen Eiweisskörper von bekannter Constitution.)

Sobald das Ei in's Wasser kommt, hebt sich die Eikapsel ab und wird prall gespannt. Sie bildet so eine elastische Umhüllung innerhalb welcher das Ei beweglich ist und durch die unter dem Keim sich ansammelnden Oeltropfen immer so gedreht wird, dass der Keim nach oben liegt. Die Gewichts- und Volumzunahme des Eies zeigt an, dass Wasser unter die Kapsel eingetreten ist. Wäre aber die zwischen Ei und Kapsel sich ansammelnde Flüssigkeit reines Wasser, so würde weder die etwas räthselhafte „absorption capillaire des tubes de la membrane coquillière“ von Vogt (No. 30)

*) Bei weniger dotterreichen Eiern umgibt die Keimmasse am reifen Ei kappenförmig einen mehr oder weniger grossen Theil des Eies; sie geht dann in eine dünne Rindenschicht über, welche am entgegengesetzten Pole sich manchmal ebenfalls etwas verdickt (s. No. 11 u. 16).

noch irgend welche der neueren Erfahrungen über Endosmose eine Erklärung für ein derartiges Eindringen von Wasser abgeben, dass dadurch die bedeutende Spannung der Kapsel entstehen könnte. Vogt (No. 30 S. 10 u. 27), ebenso wie Lereboullet, Oellacher und His (No. 20, p. 460, No. 23, p. 373, No. 12, p. 9) nehmen an, dass nur Wasser sich zwischen Ei und Kapsel befindet und fragen sich, wodurch der Dotter vor der verderblichen Wirkung desselben geschützt ist. Vielmehr auf die a priori gewonnene Ueberzeugung von der Nothwendigkeit derselben, denn auf Beobachtungen gestützt nehmen die beiden ersten der genannten Forscher eine structurlose Membran an, die dem Dotter aufliege. Oellacher und His theilen die Rolle der von ihnen beschriebenen Rindenschicht zu. Es ist aber auffallend, dass das abgetrocknete und entleerte Ei keine Trübung in Folge der Berührung mit dem intracapsulären Wasser erfährt; ebenso dass die aus einem Riss der Rindenschicht hervorquellende Dottermasse nicht sofort gerinnt und trüb wird, sondern dass die Trübung, wenn das Ei im Wasser liegt, nur allmälig und in scharf umschriebenen Streifen und Flecken, wenn das Ei aber ausserhalb des Wassers liegt, überhaupt nicht eintritt. (His 12 S. 10.)

Kupfer hat am Ei des Härings und Reichert am Hechtei beobachtet, dass aus der zwischen Eikapsel und Ei befindlichen Flüssigkeit durch Salpetersäure ein Gerinsel ausgefällt werden kann; nimmt man auch für das Ei von Salmo, wo die schlechte Durchsichtigkeit der Eihaut die direkte Beobachtung erschwert, hypothetisch an, dass sich in dem eindringenden Wasser eine leim- oder eiweissartige, schwer diffundirende Substanz löst, welche vielleicht als sehr feine Schicht dem Ei aufgelagert war, so erklärt dies alle in Betracht kommenden Erscheinungen. In Folge der Endosmose entsteht die bedeutende Spannung der Kapsel; der bei Verletzungen der Rindenschicht ausquellende Dotter trübt sich erst dann, wenn er nach Verdrängung der intracapsulären Flüssigkeit direkt mit dem diffundirenden reinen Wasser in Berührung kommt; ferner wird ersichtlich, warum der Samen nur dann befruchten kann, wenn er sogleich zu dem frisch abgesetzten Laich kommt; denn die Mikropyle ist so auf einer Einsenkung der Eikapsel und ihre innere Oeffnung auf einer papillenförmigen Erhebung gelegen, dass sie durch den Druck von innen zusammengepresst und verschlossen wird.*)

*) Dies vermuthet auch Hoffmann (11) in Bezug auf das Ei von Heliasis. No. 11 a. S. 76.

Wenn das Ei in's Wasser gekommen ist, so beginnt der Keim, er mag befruchtet werden oder nicht, an Volum bedeutend zuzunehmen; gleichzeitig bewegt er sich rythmisch in langsamer Zusammenziehung und Abflachung;*) es zieht sich Protoplasma aus dem Ei, und zwar wie es scheint, hauptsächlich aus der Rindenschichte in denselben hinein.

Auch sammeln sich in dieser Periode mehr Oelkugeln unter dem Keime an, so dass sie dann in einer schüsselförmigen Schichte gehäuft liegen, deren Dicke ein Drittel oder ein Viertel des Eidurchmessers beträgt.**) (S. Taf. I. Fig. 1 u. 2.)

Die Oberfläche des Keimes treibt nach der Beschreibung von Oellacher bis gegen den Beginn der Furchung Buckeln und Auswüchse, welche wieder in das Niveau zurücksinken.***)

*) Solche rythmische Contraktionen sind in intensiverer Form an durchsichtigen Eiern, die weniger dotterreich waren, gesehen worden. Am Stichlingsei entsteht nach der Beobachtung von Ransom (25) in der Gegend des Aequators rings um das Ei eine Einschnürung, welche wie ein Wellenthal nach dem Keimpol fortschreitet. Aehnliche Contraktionen sind am Hechtei von Ramson und His gefunden. Auch die „Fluctuationen" des Bildungsdotters, welche Kupffer am Häringsei beobachtete, gehören hieher (16 S. 185). Ransom bringt diese Bewegung auch mit der Ansammlung des Keimes in ursächlichen Zusammenhang. Am Aeschenei, am Hechtei (Ransom und His) und am Forellenei (His) findet auch eine regelmässige Rotation des ganzen Eies statt, indem seine Axe den Mantel eines auf der Spitze stehenden Kreiskegels beschreibt. Ich beobachtete am Forellenei 18 Stunden nach der Befruchtung eine Rotationsdauer von 7 Minuten. Diese Bewegung hängt wahrscheinlich mit der obengenannten zusammen und dauert bei der Forelle mehrere Tage. Die Ansammlung des Keimes zu dieser Zeit ist eine bei allen untersuchten Teleostiereiern beobachtete Erscheinung.

**) van Bambeke beschreibt von Tinca eine ganz homologe, sehr rasch sich vollziehende Ansammlung der éléments vittellins unter dem Keim. Reichert, Lereboullet und Ransom (23) erwähnen die Ansammlung von Oelkügelchen unter dem Keim des Hechteies. Ransom sah Aehnliches am Ei des Stichlings (25), Owsjannikow am Ei des Corregonus (24a).

***) Diese gaben Stricker (29) Veranlassung zu glauben, die Furchungszellen entständen durch successive Abschnürung einzelner Theile vom Keim. Ransom beobachtete am unbefruchteten Hechtei ähnliche Bewegungen und unterscheidet diese „fissile contractility" von den oben erwähnten rythmischen Eicontraktionen („rythmic contractility") van Bambeke sah die gleiche Erscheinung an den unbefruchteten Eiern von Tinca. His (12 S. 5) erklärt, solche Bewegungen am Hecht- und Salmonidenei nie gefunden zu haben.

Das Verhalten des Eikerns vor und bei der Befruchtung ist bei den Salmoniden nicht mit befriedigender Genauigkeit und Sicherheit bekannt. Für andere Teleostier, deren Eier durchsichtig sind, hat Hoffmann (11) ausführlichen Bericht gegeben; der Vorgang stimmt, so wie er ihn darstellt, mit den Befunden bei Vertretern anderer Typen [Echinodermen (Fol und Hertwig), Cölenteraten, Mollusken, Würmern] so überein und ist dem Verlauf bei Petromyzonten (nach Kupffer und Benecke) und Amphibien (nach Hertwig, Morphol. Jahrbuch III.) so ähnlich, dass ein homologes Verhalten auch für die Salmoniden angenommen werden muss.

Alle Forscher geben an, dass das Keimbläschen gegen die Zeit der Reife des Eies an die Peripherie rücke und dabei eine Schrumpfung erleide, so dass die Membran sich in Falten lege. Nach Hoffmann löse sich aber die letztere auf und der Inhalt des Bläschens mische sich mit dem Ei. Lereboullet (19) fand an der Oberfläche des reifen Eies der Forelle eine kleine weisse Scheibe, die er als einen leeren Sack erkannte und für die Membran des Keimbläschens erklärte. Manchmal seien Fetzen der Membran im Ei zerstreut; der Inhalt mische sich mit der Masse des Eies. Oellacher (22) stellt den Vorgang so dar, dass die Membran des Keimbläschens oben an ihrer freiliegenden Seite schwinde und der Inhalt in Folge von Contraktionen des Keimes herausgehoben werde; man sehe dann die Membran als ein Häutchen, ein „Schleierchen“ auf dem Keime ausgebreitet. Balfour (No. 1) hat bei den Selachiern genau das umgekehrte Verhalten gefunden: der an der Unterseite des Bläschens gelegene Theil der Membran schwindet, der Inhalt vereinigt sich mit dem Keim, die Membran zieht sich nach oben heraus und breitet sich dabei flach aus. Götte sah bei Bombinator (6 c.), dass der Inhalt des Keimbläschens sich mit dem Eiinhalt mische, nachdem die Membran in einzelne Fetzen, die im Ei schwimmen, sich aufgelöst hatte. Da die Beobachtung von Oellacher völlig isolirt dasteht und da seine Zeichnungen, welche seine sämmtlichen Befunde darstellen, auch im Sinne der Balfour'schen Ansicht aufgefasst werden können (wenn man annimmt, dass die Membran bei der Mischung des Keimbläscheninhalts mit dem Ei etwas in die Oberfläche des Eies hineingezogen werde), so ist es höchst wahrscheinlich, dass auch hier wie überall der Inhalt des Keimbläschens mit dem Eiinhalt sich vereinige. Die Beobachtungen Oellachers

sind auch dadurch zweifelhaft geworden, dass Balbiani (2) das „Schleierchen“ als eine gestreifte Schichte des Keimes deutet und überhaupt als Resultat seiner eigenen Nachuntersuchung behauptet: „je n'ai jamais observé rien de semblable à ce qu'il (Oellacher) décrit.“

Während der Mischung des Keimbläscheninhaltes mit der Masse des Eies beginnt nach den Beobachtungen Hoffmann's eine Kernspindel zu entstehen und die Masse des Keimes wächst durch Heranziehung weiterer protoplasmatischer Elemente des Eies. Von den beiden Kernen, welche aus der Spindel hervorgehen, wird der peripher gelegene als „Richtungskörperchen“ abgeschnürt, während der centralere zum Eikern wird; der letztere conjugirt sich mit dem Kerne des Samenelementes, und so entsteht der definitive Eikern, der Furchungskern. Um diese Zeit ist die Ansammlung des Keimes vollendet.

Ich habe mich vergeblich bemüht, in gehärteten Lachskeimen vor der Furchung Kernfiguren zu finden.

II.

Die Furchung.

Die innern Vorgänge im Anfang der Furchung sind wieder nur von Hoffmann an durchsichtigen Teleostiereiern beobachtet und genau beschrieben worden. Noch während der Verschmelzung von Spermakern und Eikern zum ersten Furchungskern sah er aus dem letzteren eine Spindel hervorgehen, die in der Axe des Eies lag. Es entstehen zwei Kerne, von denen der eine „ungefähr auf der halben Höhe des Keimes, der andere nahe dem Nahrungsdotter“ liegt. Dadurch wird die Theilung der Eizelle in zwei ungleiche Furchungszellen eingeleitet, von welchen die obere kleinere den ersten Kern enthält, fast nur aus Protoplasma besteht und als eigentlicher Keim, von Hoffmann als „Archiblast“ bezeichnet wird; die zweite untere Zelle enthält den andern Kern und ist bedeutend grösser, da sie aus dem untersten Theil der bisher als Keim bezeichneten protoplasmatischen Masse, und aus der Rindenschicht mit dem Nahrungsdotter gebildet ist. Hoffmann bezeichnet dieselbe als Parablast.

Die erste Theilung der neuen Kerne sei in beiden Zellen eine horizontale, am Keim erfolge darauf die Bildung der ersten Furche; erst während der folgenden Theilung, bei der im Keim vier Segmente angelegt werden und im Dotter vier freie Kerne entstehen, trenne sich der Archiblast an seiner Basis vom Parablast ab. Diese Beobachtungen bestimmen die morphologische Bedeutung*) der Dotterkugel mit der Rindenschichte, worauf ich später zurückkomme.

Es ist auffallend, dass die erste Eitheilung bei keinem der den Knochenfischen nahestehenden Vertebraten in dieser Weise beobachtet wurde. Beim Amphioxus entstehen nach Hatschek (No. 7) vier in einer Ebene liegende gleichgrosse Furchungszellen, und diese werden durch eine horizontale Furche in vier obere kleinere und vier grössere untere zerlegt. Ebenso erfolgen bei den Batrachiern und

*) Van Beneden (No. 4 S. 764) hatte zwei Jahre vor Hoffmann's Beobachtung ein solches Verhalten hypothetisch vermuthet.

den Ganoiden (nach Salensky) die beiden ersten Theilungen des Furchungskernes in der horizontalen Ebene, und die so entstandenen vier Kerne theilen sich gleichzeitig vertikal, wobei also vier Dotterzellen und vier Keimzellen entstehen.

Von den ersten Kerntheilungen beim Salmonidenei*) ist nur die erste in horizontaler Ebene erfolgende Theilung des Keimkernes von Oellacher (No. 23) an Querschnitten in ihrem Verlaufe beobachtet worden. Er verfolgte das Auseinanderrücken der Radiärsysteme. Auch glaubt Oellacher in einem Forellenkeim den ersten Keimkern gesehen zu haben mit einem Durchmesser von 0,08 m/m und ein Kernkörperchen von 0,04 m/m enthaltend.

Der Verlauf der Furchung des Keims ist bei den Salmoniden folgendermassen beobachtet: die erste Furche liegt in einem Durchmesser des Keims, die zweite schneidet die erste im Centrum des Keimes unter rechtem Winkel. Die nächstfolgenden beiden Furchen gehen nicht durch das Centrum und liegen zur ersten Furche wie auf dem Durchmesser senkrechte Sehnen; alle diese Furchen schneiden nur bis in eine gewisse Tiefe in den Keim ein; ihr inneres Ende pflegt vacualenartig erweitert zu sein. Durch Zusammenfliessen solcher Räume entsteht im Stadium von acht Furchungszellen im Innern des Keimes eine horizontale Spalte;**) von dieser gehen dann die Furchen aus, welche die untern Zellen abtheilen (s. Taf. I. Fig. 2). Diese anfängliche Verschiedenheit einer untern und obern Keimhälfte zeigt sich im weitern Verlauf der Furchung nur darin, dass die Grösse der Zellen von oben nach unten etwas zunimmt.

---

*) Hoffmann berichtet (No. 11a. S. 72 u. S. 105), dass bei den Eiern von Julis zur Zeit der Verschmelzung des Ei- und Spermakerns, bei denen von Scorpaena zur Zeit der ersten Theilung des Furchungskerns die Form des Keimes sich in der Art verändert, dass die gegen den Dotter gerichtete Convexität sich abflacht; von der Forelle hat Oellacher beobachtet, dass kurze Zeit vor dem Auftreten der ersten oberflächlichen Furche der Keim unten sich abflacht und mit stark convexer Oberfläche über die Dotterkugel heraustritt; dabei kann er fast aussehen, als sei er im Begriff sich von seiner Unterlage abzuschnüren; den Umriss eines Lachskeimes in dieser Form vom zweiten Tage habe ich in Fig. 1 gegeben. Es ist sehr naheliegend, in diesen Keim sich die erste Theilung des Eikerns in vertikaler Richtung hinein zu denken.

**) Auch bei den Batrachiern tritt in dem Ecker'schen Schema die zweite horizontale Furche nach vier vertikalen auf; ebenso nach Hatschek beim Amphioxus.

Während der Bildung der ersten Furchen grenzt sich der Keim auch äusserlich am Rande deutlich gegen die Rindenschicht ab. Wir wollen jetzt die andere der beiden ersten Furchungszellen, die Dotterkugel mit der Rindenschichte in's Auge fassen.

Der Keim ruht auf einem Lager in Gestalt einer flachen Schale, welche das meiste Protoplasma der Dotterkugel enthält und Dottertheile und Oelkugeln in verschiedenen Stufen des Zerfalls zeigt. (Taf. I. Fig. 2. S. z. D.) Da dasselbe durch die feinen Dottertheilchen getrübt ist und von Carmin nur ziemlich schlecht gefärbt wird, ist es deutlich vom Keime abgegrenzt; hier scheinen die Dotterbestandtheile zur endosmotischen Aufnahme in den Keim vorbereitet zu werden. Diese Schichte enthält eine mit dem Verlauf der Furchung wachsende Anzahl von Kernen; nach den Beobachtungen von Hoffmann stammen dieselben von dem ersten Dotterkern ab, welcher aus der ersten Theilung des Eikerns hervorging; bei den von ihm untersuchten Knochenfischen erfolgt die Theilung dieser Kerne während der ersten Zeit der Furchung gleichzeitig und in gleichem Tempo mit der Theilung der Kerne im Keime. Hoffmann glaubt, dass die Kerne hier bei dem Umwandlungsprozess des Dotters und der Oeltropfen wirksam seien. Dieses Lager geht an der Peripherie des Keims in die Rindenschichte über, die von einer geringen Entfernung vom Keim ab sehr verdünnt ist; unter demselben liegen die Oelkugeln in grosser Zahl gehäuft. Im Uebrigen wird die Dotterkugel von Dotterflüssigkeit gebildet, die von der sehr zarten Rindenschichte umhüllt ist.*)

Am zweiten Tage bildet sich in der Rindenschicht am Rande des Keimes um denselben ein trüber Ring, dessen äusseres Aussehen der Keimsubstanz ähnlich ist und der auch vorwiegend aus Protoplasma besteht. His hat ihn als „Keimwall“ bezeichnet. Er nimmt während der nächsten Tage an Dicke zu und setzt sich weiter nach dem Centrum des Keimes hin fort. Es liegt dann unter dem ganzen Keim eine dünne Platte fein granulirter Substanz, welche am Rande des Keimes in den dickeren Ring übergeht. Diese schliesst sich nach unten an jenes obengenannte Lager an, wo in protoplasmatischer

*) Die Salmonideneier können bekanntlich nur in den ersten Stunden nach der Befruchtung ohne Gefahr transportirt werden; zu dieser Zeit ist der Keim noch nicht ganz concentrirt und die Dotterkugel noch von mehr Protoplasma umgeben. Gewöhnlich versendet man die Eier, wenn die Augen sichtbar werden; zu dieser Zeit aber ist der Dotter von der Keimhaut und von den Parietalplatten umwachsen.

Grundsubstanz die mannigfachen Zersetzungsgebilde der verschiedenen Dotterelemente sich finden; sie ist nur ein differencirter Theil desselben, wie der Keimwall nur ein differencirter Theil der Rindenschicht ist. Der Keimwall und die Platte enthalten die Kerne der Dotterkugel; sie entsprechen der „couche intermédiaire“, welche van Bambeke (3) am Ei vom Tinca und Leuciscus beobachtete und beschrieb; sie wurden von van Beneden (4) an einem Gadoiden, von Kupffer (16) am Häring in homologer Form gesehen; es ist die „membrane sousjacente“ Lereboullet's (19, 20). Bei Gasterosteus und Spinachia hat Kupffer die Kerne an der Oberfläche des Keimwalls sehr zahlreich und in regelmässiger Anordnung gefunden und beobachtet, dass sich hier Zellen um dieselben bilden; da der Keimwall bei der Umwachsung des Eies vorgeschoben wird, so entsteht aus der intermediären Schichte eine Zellenlage um das ganze Ei. An den Eiern von Rhodeus amarus fand ich die intermediäre Schichte in der durch Taf. I. Fig. 3 dargestellten Form; sie ist hier relativ etwas breiter und deutlicher als beim Lachs. Auch bei Syngnathus habe ich dieselbe gesehen.

An den Schnitten mehrerer Keime vom vierten und fünften Tage habe ich den Eindruck gehabt, dass sich an der Unterseite des Keimes noch Zellen aus dem intermediären Lager abfurchen. Zellen, welche der intermediären Schichte anlagen, zeigten mehr die gleichmässige Granulirung der letztern, während bei den übrigen Keimzellen eine helle Randzone die den Kern enthaltende dunkle Mitte umgab. Auch sah man zuweilen zwischen die Furchungszellen Fortsätze der intermediären Schichte hineinragen, in denen aber kein Kern zu finden war. Da ich überzeugende Bilder nicht gefunden habe, und da man auch an die Wirkung eines etwa auf den Keim ausgeübten Druckes oder eines ungewöhnlichen Ernährungsvorganges denken kann, so glaube ich kaum, dass wirklich eine Abfurchung stattfindet. Für die Selachier wird bekanntlich von Balfour die Bildung und Abfurchung von Zellen um Kerne des Dotters behauptet (No. 1), von Hoffmann aber bestritten (Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes. Archives Néerlandaises T. XVI).

His hat auf Grund annähernder Messungen ausgerechnet, dass die Theilung der Zellen immer langsamer erfolgt,*) dass am zweiten

*) Gelegentlich bemerke ich, dass van Beneden bei frei schwimmenden rasch sich entwickelnden Eiern das Entgegengesetzte beobachtete.

Tage etwa drei, zwischen dem dritten und vierten Tage etwa zwölf, am Tage vor dem Auftreten der Furchungshöhle etwa 18 Stunden zu einer Theilung nöthig sind.

Im Verlaufe der Furchung differenzirt sich allmälig an der Oberfläche des Keimes eine Lage von Zellen; während die übrigen Furchungskugeln ziemlich rund sind und lose aneinander liegen, schliessen sich die an der Oberfläche gelegenen fester zusammen, flachen sich etwas ab und theilen sich, wie es scheint, vorwiegend in tangentialer Richtung. So entsteht die „Deckschichte".

Kurz vor dem Auftreten der Furchungshöhle hat der Keim die Gestalt eines durch Abflachung an der Unterseite und Aufschwellung der Oberseite deformirten, flachen Rotationsellipsoids. Er besteht aus gleichartigen Zellen, die, ohne Zwischenräume zu lassen, aneinander liegen. Die Deckschicht ist über die Zellenmasse gespannt und am Rande mit dem Keimwall fest verbunden; das letztere Verhältniss, welches ich aus verzerrten Präparaten erkannt habe, ist für die Mechanik der folgenden Vorgänge wichtig. His behauptet, dass die Deckschichte „mit freiem Rande an der Unterfläche des Keimes" endige; ich kann mich dieser Auffassung nicht anschliessen und halte die in seinen Fig. 1 u. 2, Taf. II (No. 13) dargestellten Befunde in dieser Hinsicht nicht für normal.

Nach den Messungen von His ist das Gesammtvolumen des Keimes am Ende der Furchung beinahe doppelt so gross, als beim Beginne derselben.

Die Kerntheilung erfolgt bei den ersten Theilungen, wie bei den spätern nach dem durch die neuern Untersuchungen so allgemein aufgewiesenen Schema. Bei einem Keim vom vierten Tage (etwa Fig. 15 bei Oellacher entsprechend; Grösse der Zellen von 0,08 bis 0,05 m/m) fand ich die auf Taf. I. Fig. 5 gezeichneten Theilungsfiguren, welche einen mit den Darstellungen Strasburgers und Anderer übereinstimmenden Vorgang andeuten; besonders deutlich sind die Kernplatte, die Verbindungsfäden und die beiden Sonnensysteme der auseinander weichenden Kerne.

III.

Die Furchungshöhle und die Bildung der Keimblätter.

In einem Lachskeim vom sechsten Tage von 1,5 m/m Durchmesser fand ich eine Höhle, deren Durchmesser 0,5 m/m und deren Höhe 0,02 m/m betrug; sie lag im Keim excentrisch und so hoch, dass nur wenige Zellenlagen ihre Decke bildeten und unter ihr durchweg ein dickes Lager von Zellen war (Taf. I. Fig. 9).

Dieser Befund bestätigt die alte vielbesprochene und von den neuern Autoren mehr oder weniger bestimmt abgelehnte Behauptung Lereboullet's, dass der Forellenkeim zu gewisser Zeit eine hohle Blase darstelle. Er schien mir aber auch besonders deswegen interessant, weil Balfour bei einem Selachierei eine Höhle im Keim gefunden hat, welche der oben beschriebenen in ganz überraschender Weise ähnlich ist; Balfour glaubt, dass die Zellenschichte, welche den Boden der Höhle bildet, nach den Seiten hin auseinander weiche, so dass die Höhle zwischen Dotter und Keim zu liegen komme.

Van Bambeke hat bei Leuciscus eine Höhle im Keim gefunden; er meinte, dass dieselbe wieder verschwinde, und unterschied sie als Furchungshöhle von der unter dem Keim auftretenden Keimhöhle.

Ueber diese Frage nach dem Verhältniss der beiden Höhlen gab mir ein anderer Keim von genau dem gleichen Alter, wie der vorhin besprochene, den gewünschten Aufschluss (Taf. II. Fig. 1). In demselben war nämlich der Boden der Höhle nimmer ganz durch Keimzellen, sondern in einem kleinen Bezirk vom Dotter gebildet; zur einen Seite der excentrischen Keimhöhle lag die Hauptmasse der Keimzellen und ein keilförmiger Streifen setzte sich unter die Keimhöhle bis über deren Mitte hinaus fort; die Decke und die periphere Wandung war nur wenige Zellenlagen dick. Der Durchmesser des Keimes betrug 1,5 m/m, die Breite der Höhle (in der Schnitt-

richtung) 0,7 m/m, die Grösse der Zellen 0,013—0,017 m/m. Der Keim war nach der Höhle zu in scharfen Linien begrenzt. Ein anderer Lachskeim vom gleichen Alter liess erkennen, dass dieser Befund ein für den bestimmten Zeitpunkt typischer und nicht etwa die Folge irgend einer individuellen Anormalität des betreffenden Keimes ist. Die Lachskeime des folgenden Tages zeigten unter dem Keime eine flache Höhle; der Keim bildete ein schwach gewölbtes Dach von beinahe gleichmässiger Dicke.

An einem Forellenkeime vom vierten Tage fand ich eine Keimhöhle in ganz ähnlicher Lage, wie bei dem erstbeschriebenen Lachsei; in dem Keim von 1 m/m Durchmesser lag eine kleine, rundliche Höhlung von $^1/_4$ m/m Durchmesser, von welcher aus eine Spalte von etwa 0,1 m/m Lichtweite nach dem Dotter sich erstreckte. Hier war der Keim gegen die Höhle nicht scharf begrenzt, sondern die Ränder machten den Eindruck, dass die Höhlung durch einen Riss entstanden war (Taf. I. Fig. 6). Ein Keim vom nächstfolgenden Tage (Taf. I. Fig. 7) zeigte die Furchungshöhle unter dem Keim, ähnlich wie Oellacher sie beschrieben und in Fig. 1 (No. 24) gezeichnet hat. Aber bei einem Keim vom siebten Tage war nicht nur eine breite, flache, durch einseitige Verdickung des Keimes etwas excentrische Höhle unter dem Keim vorhanden, sondern auch eine kleine runde im Keime, die in der ununterbrochenen Schnittserie nirgends eine Communication mit der untern bemerken liess, aber stellenweise nur durch wenige Zellen davon getrennt war (Taf. I. Fig. 8). Es ist unwahrscheinlich, dass diese Höhle künstlich während der Präparation entstanden sei.

An einem Ei vom Rhodeus amarus fand ich die Keimhöhle in der häufig beschriebenen Lage unter dem Keim (Taf. I. Fig. 3); ebenda auch an Eiern von Syngnathus.

Ich glaube, dass folgende Ansicht über die Vorgänge der Keimhöhlenbildung bei den Knochenfischen dem gegenwärtigen Stand unserer empirischen Kenntnisse entspricht. Wahrscheinlich als mechanische Folge des in den obern Regionen stärkeren Wachsthums tritt in den tiefern eine Trennung auf; sie beginnt bei manchen Genera im Innern des Keimes und erweitert sich gegen den Dotter. In ihrem Anfangsstadium, also noch ganz im Keim gelegen, wurde sie beobachtet bei Leuciscus (van Bambeke) und bei Salmo. Indem dann die Keimzellen, welche den Boden der Höhle bilden, nach den Seiten zurückweichen, tritt die Höhle unter den Keim. Ist dieser Verlauf auch

der wahrscheinlichste, so ist doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass nicht allein im Keim eine Höhlung sich bildet, sondern auch unter dem Keim ein freier Raum, eine „Keimhöhle“ auftritt mit welcher die erstere verschmilzt (Forellenkeim vom siebten Tage) (Taf. I. Fig. 8), oder doch zeitweilig zusammenhängt; in diesem Fall könnte die gleiche mechanische Ursache für die Bildung beider Höhlen angenommen werden. Ich glaube daher nicht, dass die beiden Höhlen in morphologischer Hinsicht getrennt werden müssen. Immer entsteht schliesslich eine zwischen Keim und Dotterkugel gelegene flache Höhle; diese fasse ich als das Homologon der Furchungshöhle der Ganoiden, Selachier, Cyclostomen und Batrachier, kurz als Blastulahöhle auf; man sollte sie daher, wie van Beneden sagt, eher Furchungshöhle als Keimhöhle nennen; ich werde aber doch in Zukunft den letzten Namen verwenden, weil er allgemein dafür gebraucht ist.

Jedenfalls spielen sich alle diese Vorgänge sehr rasch ab; die im Keim gelegene oder nur theilweise auf dem Dotter aufstehende Keimhöhle war bei Knochenfischen nur von Lereboullet gesehen worden; ich habe mich auch vergeblich bemüht, bei den Lachseiern meiner zweiten Abtheilung das Stadium wieder aufzufinden.

Die so wichtige und fundamentale Frage nach dem Modus der Bildung der untern Keimschichte ist vielleicht die schwierigste in der Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. In der Literatur finden sich beinahe ebenso viele verschiedene Ansichten, als Autoren darüber geschrieben haben; ich will zuerst die Ansicht darlegen, zu welcher ich auf Grund meiner Schnittserien von Lachskeimen gekommen bin; ich bemerke im Voraus, dass ich von den in der Literatur gegebenen Darstellungen die Beobachtungen Götte's am Forellenkeim am meisten habe bestätigen können.

Mit der Bildung der Keimhöhle beginnt die Abflachung und Ausbreitung des Keimes. Die mechanische Verursachung ist dabei folgende: Die oberen Zellschichten, welche anfangs ein stark gebogenes Gewölbe bilden, sind während ihres Wachsthums von der darüber ausgespannten Deckschicht nach oben auszuweichen verhindert und drücken daher die Widerlager nach unten und aussen zurück; dadurch flacht sich das Gewölbe ab; der Rand der Keimscheibe drückt sich in den Keimwall ein und letzterer tritt bis an die Oberfläche

der Scheibe herauf, wo er von der Deckschicht gefasst ist. Dieser mechanische Vorgang ist daraus am deutlichsten zu erkennen, dass jene oberen Zellschichten während der Abflachung des Keimes dicht gedrängte, durch seitlichen Druck in der Höhendimension verlängerte, pallisadenförmige Zellen zeigen (s. Taf. I. Fig. 7, 8, 10, Taf. II. Fig. 2, 3).

Wenn der Keim als flaches Gewölbe über der Keimhöhle liegt, so ist die einseitige Verdickung, die während der ersten Stadien der Höhle so deutlich war und von der man ein direktes Uebergehen in die Embryonalanlage erwartet hätte, nur noch in sehr geringem Maasse zu bemerken; ein Keim dieses Stadiums war überall, in der Mitte wie am Rande beinahe gleich dick, nur an einer kleinen Stelle des Randes war die Dicke um $^1/_3$—$^1/_1$ des normalen Betrages grösser; in diesem Stadium nehmen die gedrängten, dunkleren Zellen etwa $^2/_3$ der Keimdicke ein, und es befinden sich darunter einige Lagen heller runder Zellen.

Der Keim hat die Tendenz sich auszubreiten; als mechanische Ursachen derselben müssen vor allem Zelltheilung und Zellwachsthum angesehen werden, doch kommt auch das Bestreben des Keims, sich über der Keimhöhle zu verdünnen, in Betracht, dessen mechanische Verursachung später besprochen werden wird. Die in den Randzonen gelegenen Zellen werden gegen die Peripherie gedrückt; hier steht ihnen der Keimwall entgegen; sie weichen daher nach unten aus; es rücken an der Peripherie immer mehr Zellen nach unten und, indem diese nachdrängen, werden die bereits unter der ersten Schichte angesammelten Zellen centralwärts vorgeschoben, d. h. die secundäre Schichte wächst vom Rand aus in die Keimhöhle hinein. Da wo dieser Vorgang beginnt, bildet sich die Embryonalanlage; von hier aus greift der Prozess allmälig am Rande weiter. Wenn, was ich nicht entscheiden will, in der That der später embryonale Bezirk der Keimscheibe zur Zeit der Umstülpung schon etwas dicker als der übrige Rand war, so erklärt sich leicht, dass die Umstülpung hier beginnt, da hier der Widerstand des Keimwalles am grössten war, und dass die untere Schichte hier am dicksten und grössten sich entwickelt, da die Verdickung doppelt zur Geltung kommt. Die Zellen der untern Schichte zeigen den dunklen Habitus der gedrängten Zelllagen in der primitiven Schichte; jene Lagen hellerer Zellen an der Unterseite der primitiven Schichte liessen sich über der untern Schichte noch erkennen (Taf. I. Fig. 10; Taf. II. Fig. 3).

Ich behaupte also für den Lachs eher in strengerem als in abgeschwächterem Sinne als Götte*) für die Forelle, dass die untere Schichte durch eine Einstülpung der oberen zu Stande komme. Da bei der Bildung der unteren Schichte der Keim annähernd die doppelte Dicke erhält, die am Keimwall befestigte Deckschicht aber einer Erhebung nach oben entgegenwirkt, so wird die untere Schichte gegen den Dotter auf die intermediäre Schichte gedrückt; dieser Umstand scheint in der embryonalen Gegend eine Fixirung der untern Schichte in ihrer relativen Lage zur intermediären Schichte zu bewirken, und so eine weitere Ursache zur Umstülpung der über den Dotter weiter sich hinwälzenden obern Schichte hervorzubringen. Durch dieses Verhältniss der secundären Schichte zur intermediären Platte erkläre ich mir auch, dass ich häufig den Eindruck hatte, dass sich derselben in der embryonalen Gegend Zellen aus der intermediären Schichte heraus anschliessen; ich hatte dabei anfangs an die Darstellung van Beneden's gedacht, welcher die secundäre Schichte aus der „couche intermédiaire" entstanden glaubt.

Bei der Forelle gestaltet sich der Vorgang etwas weniger deutlich. Wenn der Keim sich abgeflacht hat, ist er nicht wie beim Lachs eine Scheibe von beinahe gleichmässiger Dicke; ich fand ihn in der einen Hälfte mehr als doppelt so dick wie in der andern, so dass die Keimhöhle unter dieser Hälfte nur eine feine Spalte war. Er zeigte, wie der Lachskeim die Platte gedrängter länglicher Zellen (s. Taf. I. Fig. 5). An einem Keim vom folgenden Tage sah ich am Rande hinter der grossen Zellmasse die Schichte gedrängter Zellen aus derselben hervor- und unter dieselbe treten (s. Taf. I. Fig. 8); da diese Zellen der secundären Schichte an manchen Stellen nur schwer von der anliegenden Zellmasse abzugrenzen waren, so liess manchmal nur die Gestalt der Zellen den thatsächlich stattfindenden Vorgang erschliessen. Bei einem andern Ei vom gleichen Tage hatte die Verdickung auf der einen Seite des Keims bedeutend abgenommen, die Bildung der unteren Schichte war fortgeschritten. Die Keime der folgenden Tage zeigten dann eine Scheibe, welche mit Ausnahme des Randes und der zweischichtigen Embryonalanlage gleichmässig dünn war. Es ist also bei der Forelle der Vorgang der Schich-

*) Niemals aber habe ich die Deckschicht an der Umstülpung sich betheiligen sehen, wie in Götte's Fig. 6 (No. 6).

tenbildung verdunkelt durch den gleichzeitig noch stattfindenden Vorgang der Ausgleichung der Dicke der Keimscheibe, welche beim Lachs schon vorher stattgefunden hatte.

Die Verdünnung des Keimes zu einer gleichmässigen Scheibe kann ich mir nur so denken, dass die untern runden, lockeren Zellen in die Schichte der gedrängteren einrücken. His glaubt hinsichtlich dieses Vorganges, wie hinsichlich der später noch erfolgenden Verdünnung der Keimscheibe, dass „den Verhältnissen am besten Rechnung getragen wird, wenn man den Zellen das Bestreben zuschreibt, in grösstmöglicher Ausdehnung der obern Fläche sich zuzuwenden; wo die Schicht dick ist, da drängen sich tiefer liegende Zellen zwischen die oberflächlichen ein und treiben sie auseinander.“ Diese Erklärung würde mich völlig befriedigen, wenn ich mir jenes „Bestreben“ etwas mehr mechanisch vorstellen könnte. Auch folgende Auffassung dieser Erklärung ist denkbar: Man betrachtet die obere Schichte als den Ort, wo die Verhältnisse der endosmotischen Athmung und Ernährung für das Zellleben am günstigsten sind und wo die Zellen den Druk in horizontaler, seitlicher Richtung erzeugen; tritt in Folge dessen eine Verdünnung der Zellmasse ein, welche in einem gegebenen Moment die Schichte (geometrisch als Ort gedacht) einnahm, so kommt ein entsprechender Theil der untern Zellen in dieselbe zu liegen und nimmt ihre Charaktere an.

Ich habe weder beim Lachs noch bei der Forelle eine wirkliche deutliche Spalte zwischen den beiden Schichten gefunden. Neuerdings hat ein englischer Beobachter, Henneguy (No. 9), der in einer Notiz die Richtigkeit der Götte'schen Umstülpungstheorie behauptete, angegeben, dass bei Osmiumpräparaten, aber nicht bei Chromsäurepräparaten eine deutliche Spalte zu sehen sei. Nach den Zeichnungen von Götte und His müsste sie auch an Chromsäurepräparaten gefunden werden können. Wenn dieser Spalt ein normaler Befund ist, so spricht er mehr für die eben dargelegte Theorie, als für irgend eine andere. Zur Zeit der Bildung der sekundären Schichte findet man auf dem Boden der Keimhöhle auf der Oberfläche des Dotters einzelne Zellen, welche den Keimzellen sehr ähnlich sind. Oellacher glaubte, dass sie vom Keim sich losgelöst hätten, bei dessen Erhebung auf dem Boden zurückgeblieben oder nachträglich auf denselben herabgefallen seien. Die Lockerheit des Gewebes und die etwas unregelmässige Begrenzung an der Unterseite der Keimscheibe sprechen für diese Auffassung. Aber Oellacher ist im Irrthum mit

der Meinung, dass sich diese Zellen in den Dotter eingraben, und dass die Dotterkerne, welche er für Zellen hält, auf sie zurückzuführen seien. Häckel spricht mit Beziehung auf sein Gadoidenei von Zellen, die der untern Schichte entstammen und auf dem Boden der Keimhöhle umherkriechen. Beim Lachs sehen wir zu gewisser Zeit die innere Schichte centralwärts in ein lockeres Gewebe übergehen und es wäre denkbar, dass jene Zellen von hier weggewandert seien. Van Beneden fand bei seinem Gadoidenei alle wünschenswerthen Stufen der Zellbildung um freie Kerne der intermediären Schichte und der Loslösung dieser Zellen. Ich glaube kaum, dass die Zellen beim Lachs durch Abschnürung aus der intermediären Schichte entstehen. Etwas bestimmtes kann ich über den Ursprung dieser Zellen nicht angeben. Vermuthlich werden dieselben von der secundären Schichte aufgenommen; ihre Zahl ist so gering und ihre Lage so unregelmässig, dass ihnen kaum eine Bedeutung für den Aufbau des Embryo oder ein morphologischer Werth zukommen dürfte.

Bei einem Ei von Rhodeus amarus zeigte der Keim an einer Stelle seiner Peripherie eine Verdickung (s. Taf. I. Fig. 4), welche ich auf die Bildung der unteren Schichte beziehe; man erkennt, dass gleichzeitig mit der Verdünnung der Keimscheibe die Zellen am Rande des Keimes nach unten und centralwärts gegen den Eipol vorgeschoben wurden, dass also eine ähnliche Einstülpung wie die bei den Salmoniden beobachtete, sich eingeleitet hat. Der Keimwall scheint hier ebenso, wie beim Lachsei der Ausbreitung des Keimes Widerstand zu bieten; er scheint auch mit der Deckschicht oberhalb des Keimes fest verbunden zu sein. Es gelang mir leider nicht, bei etwas älteren Stadien Schnitte von beweisender Deutlichkeit zu erhalten. Die untere Schichte flacht sich sehr bald ab. Diejenigen Forscher, welche durchsichtige Eier von aussen beobachteten, dürfen daraus, dass sie die Einstülpung nicht bemerkten, nicht folgern, dass sie nicht vorhanden sei, denn dieselbe kann, wie ich aus dem Befunde bei Rhodeus schliesse, manchmal von aussen nur als eine zeitweilige Verdickung des Keimrandes erscheinen; wenn vielleicht auch bei manchen Teleostiern die Bildung der untern Schichte durch eine Abspaltung in dem verdickten Keimrande sich einleitet, so ist es mir doch sehr wahrscheinlich, dass diese Erscheinung und die weitere Bildung der untern Schichte ihren Grund darin hat, dass Zellen am Keimwall aus der obern Schichte in die untere treten und dass eine entgegengesetzte Bewegungsrichtung in den beiden Schichten existirt;

ein solcher Vorgang darf und muss aber mit der morphologisch so wichtigen Bezeichnung „Einstülpung“ belegt werden. Ich vermuthe überhaupt, dass der Vorgang der Bildung der secundären Schichte bei allen Knochenfischen in einer homologen „Umstülpung“ der primären Schichte bestehe, wie bei den Salmoniden. Es hatte dies Häckel auf seine Beobachtungen an dem Gadoidenei und die Arbeit Götte's hin ganz apodictisch behauptet. Aber diese Ansicht ist keineswegs seither zur allgemeinen Ueberzeugung der wissenschaftlichen Welt geworden; es scheint mir deshalb nicht ganz ohne Werth zu sein, dass die Frage gerade an dem Salmonidenei, auf welches sich die verschiedensten Auffassungen beziehen, ohne Voreingenommenheit wieder untersucht und zu Gunsten der obigen Auffassung entschieden wurde.

Historische Uebersicht.

In diesem Abschnitt finden die verschiedenen Beobachtungen und Auffassungen der einzelnen Forscher Erwähnung oder kurze Darlegung. Es wird sich daraus auch einigermassen ersehen lassen, wieviel ich für die Bildung meiner eigenen Anschauungen den angeführten Autoren verdanke.

Die nach primitiven Methoden gewonnenen Beobachtungen von Rathke, Rusconi, v. Bär, de Filippi dürften den späteren Arbeiten gegenüber kaum noch Bedeutung haben und werden daher nicht besprochen. Vogt hat die Entwicklung von Corregonus palaea eingehend untersucht; seine Arbeit ist in einzelnen Theilen, z. B. was die Entstehung des Gefässsystemes betrifft, auch heute noch von Interesse. Seine Angaben über die ersten Entwicklungsvorgänge sind durch die spätern Untersuchungen entbehrlich gemacht, doch will ich hervorheben, dass er ganz deutlich die zweischichtige Embryonalanlage charakterisirt, deren obere Schichte in die Decke der Keimhöhle („Dotterblase“) sich fortsetzt.

Lereboullet's Darstellung ist, wie ich oben schon erwähnte, in Bezug auf die erste Lage der Keimhöhle von besonderem Interesse; er sagt vom Hechtei (No. 20): A la fin de la segmentation, le germe, redevenu lisse, est entièrement composé de grosses cellules globuleuses

à noyau, qui proviennent des derniers globules de fractionnement. Le germe ainsi modifié est une sphère creuse (la vésicule blastodermique), aplatie, qui se déprime de plus en plus et finit par s'appliquer sur le vitellus à la manière d'une membrane séreuse, pour former le „blastoderme.“ Ganz ähnlich spricht er sich auch über das entsprechende Stadium des Eies vom Barsch aus; für die Forelle (No. 19, S. 130) findet sich folgendes: Le germe forme alors (au commencement du troisième jour) une petite sphère très-aplatie ou disque renflé dans son milieu, aminci sur ses bords (de 1,3 m/m à 1, m/m de diamètre). Ce disque est creux; il constitue donc une véritable vésicule que nous appellerons, comme dans les précédents mémoires, „vésicule blastodermique.“ Es passt das ganz gut auf meinen Forellenkeim vom vierten Tage und den Lachskeim vom fünften Tage. Da aber Lereboullet sich denkt, dass die Blase durch einfache Abflachung (d. h. eine Art Gastrulation) zu einer doppelsichtigen Haube werde, und dabei unzweifelhaft das obere Blatt, sein feuillet épidermique, bei der Forelle nichts als die Deckschicht*) ist, so kann ich mir seine Angaben, soweit sie sich auf die Forelle beziehen, nur dann erklären, wenn ich annehme, dass er im Verlaufe der Untersuchung jene ersterwähnte, wirkliche Furchungshöhle mit Spalten verwechselte, welche künstlich in Folge des Härtungsmittels zwischen der Deckschicht und den übrigen Keimzellen entstanden waren. Lereboullet beschreibt für die Forelle wie für den Hecht und den Barsch die durch Metamorphose von „Dotterkügelchen“ erfolgende Bildung einer neuen Membran unter dem Keim; sie bestehe aus Zellen, welche in eine verbindende Masse angebettet sind; Lereboullet nennt sie feuillet muqueux oder végétatif und glaubt, dass der Darm daraus hervorgehe; wahrscheinlich ist das Gebilde nichts anderes, als die intermediäre Schichte mit ihren Kernen.

Stricker (No. 29) war der erste, welcher die unter dem Keim befindliche Höhle auf Querschnitten sah und deutlich beschrieb. Diese Höhle haben alle späteren Autoren wieder gefunden. Rieneck (No. 26), Stricker und Weil (No. 31) vermuthen für den Salmonidenkeim auf Grund einzelner weniger Durchschnitte, dass, wenn der Keim als flaches Gewölbe über der Furchungshöhle liegt, die untern grössern Zellen des Keimes auf den Boden der Höhle herab-

*) No. 19, S. 132. J'ai trouvé le feuillet supérieur formé d'une simple couche de globes générateurs.

fallen und dann aktiv zur Peripherie wandern, um die untere Schichte zu bilden. Es ist mir fraglich, ob die von Weil geschilderten Bewegungen der auf dem Boden der Keimhöhle gelegenen Zellen den Bewegungen einer Amöbe homolog sind, oder nicht vielmehr in die Categorie der Zerfliessungserscheinungen gehören, wie sie der ungefurchte Keim und die Furchungskugeln unter anormalen Verhältnissen zeigen.

Kupffer (No. 15 u. 16) schildert nach seinen Beobachtungen an Gasterosteus, Gobius und Clupea den Vorgang der Embryobildung folgendermassen: Bei der Ausbreitung des Keimes über die Dotterkugel verdünnt sich die Mitte des Keimes und verdickt sich sein Rand ringsum gleichmässig; gleichzeitig differenziren sich die Zellen des Mittelfeldes durch Abflachung und Aneinanderlagern von den runden Zellen des Randwulstes. Sodann werde der Randwulst auf einer Seite dünner, und es entstehe auf der andern die Embryonalanlage als eine Verdickung, welche in meridionaler Richtung in das Mittelfeld hineinwachse und auch gegen den Dotter sich vorwölbe. Die Bildung des Randwulstes und seine einseitige Verdickung haben ihren Grund in aktiven Wanderungen der Keimzellen; bei dem letzteren Vorgang mag auch gesteigerte Zellenvermehrung in loco Antheil haben. Kupffer hatte in seiner ältern Arbeit die Vermuthung aufgestellt, dass die Embryonalanlage durch eine zu beiden Seiten der Axe auftretende Spaltung zweiblättrig werde; in der Axe seien nie zwei Blätter zu unterscheiden. In seinem Werke über die Häringsentwicklung gibt er das Bild eines Durchschnittes, bei welchem am Rande des Keimes in der Gegend des Aequators des Eies die obere Schichte umbiegt, sich nach oben einschlägt und verdünnt auf dem Dotter endet; er betont die Uebereinstimmung derselben mit den Figuren Götte's, aber er acceptirt dessen Theorie von der Rückstauung des Keimes und der in Folge dessen entgegengesetzten Wachsthumsrichtung der beiden Schichten nicht und bleibt bei der Auffassung, dass die untere Schichte durch Abspaltung entstehe; Kupffer behauptet mit Sicherheit, dass aus der intermediären Lage eine Zellenschichte hervorgehe; diese bezeichnet er, da er sie keinem andern Blatte homolog setzen kann, als Entoderm; jene secundäre Schichte, die zwischen diesem Blatte und dem Entoderm liegt, hält er deshalb für das Mesoderm.

Mittelst zahlreicher Serien von Durchschnitten haben Oellacher, Götte und His den Lachs- und Forellenkeim studirt und von den Vorgängen der vorliegenden Periode drei wesentlich verschiedene Auffassungen gewonnen.

Oellacher (No. 24), welcher das Forellenei als Untersuchungsobjekt hatte, fand unter dem Keim eine kleine, niedrige, excentrisch gelegene Höhle, welche am peripheren Theil etwas sich erweiterte, centralwärts aber spaltförmig wurde. Die Höhle sei entstanden, indem der Keim sich in dieser vordern Hälfte verdünnt und dem entsprechend vom Dotter abgehoben habe. Sie breite sich dann während des Flächenwachsthums des Keimes unter denselben so aus, dass der Keim eine dünne Platte darstelle, die am Rand etwas verdickt sei; in die hintere Keimhälfte aber dringe die Keimhöhle nicht so weit als sonst vor, und es bleibe hier eine beträchtliche Zellenmasse, die als Verdickung des Randwulstes erscheine und die Embryonalanlage darstelle. Am Schwanzende der letzteren bleibe die Keimperipherie bei der Umwachsung auf dem Ei fest und unverrückt. In der Keimscheibe differenziren sich die der Deckschichte benachbarten Zellenlagen, indem die einzelnen Zellen länglicher werden; im Randwulst und hauptsächlich in der Embryonalanlage bleibe unter dieser Schichte eine zweite aus runden Zellen. Im hintern Theil der Embryonalanlage gingen in der Nähe der Medianebene die beiden Schichten allmälig ineinander über und bildeten gemeinsam den Axenstrang, die einheitliche Anlage für Chorda und Rückenmark. Die Deckschicht wird als Hornblatt, die obere Schichte als Sinnesblatt, die untere als vegetatives Blatt bezeichnet. Aus der untern Schichte entstehe durch eine zweite Differenziation das Mesoderm und das Entoderm.

Götte (No. 6 b.) fand bei der Forelle unter dem mittleren Theile des Keimes einen spaltartigen Raum, welcher in der einen dickeren Hälfte des Keimes weniger weit als sonst gegen die Peripherie hin reicht. In Folge einer centrifugalen Zellenverschiebung, welche nach allen Seiten wirke, breite sich dann der Keim aus, verdünne sich im mittleren Theile und erhalte einen Randwulst, da der Dotter der Ausbreitung des Randes einen Widerstand entgegensetzt; der Randwulst werde in der dickeren Keimhälfte breiter und dicker als in der andern; so verwandle sich der Keim in eine Scheibe mit verdünnter Mitte und einem verdickten Rand, an welchem eine Stelle durch besondere Dicke und Breite als Embryonaltheil ausgezeichnet ist. Dann löse sich die untere Hälfte des Randwulstes zuerst im Embryonaltheil und von da aus weiter in der Weise von der obern ab, dass sie nach innen gegen die Keimhöhle einen freien Rand erhält; die so angedeutete untere Schichte wachse centripetal an der

untern Fläche der Keimhöhlendecke weiter. Die Bildung der untern Schichte erscheint wie ein „Umschlag“ des ursprünglichen Keimrandes. Die secundäre Schichte enthält das mittlere und das Darmblatt.

His (No. 13 u. 14) bezeichnet die beim Lachs im Anfang der Furchung, wenn acht oberflächliche Segmente vorhanden sind, im Innern des Keimes auftretende Spalte als Furchungshöhle und vergleicht sie mit der Furchungshöhle im Batrachierei. In der Form, in welcher ich diese Spalte gesehen und (Taf. I. Fig. 2) gezeichnet habe, durfte sie kaum den Namen einer Höhle verdienen. Sie scheint mir ebensowenig morphologischen Werth zu haben, als die Vacuolen, welche sich häufig am Ende und im Verlaufe der die Theilungen vollziehenden Furchungsspalten finden. Die Keimhöhle entsteht nach His, indem von den kleinen Zwischenräumen zwischen den Furchungskugeln die an der Basis des Keimes gelegenen zunehmen und zur Keimhöhle sozusagen zusammenfliessen. Der Keim hebe sich dabei in seiner ganzen Ausdehnung mit Ausnahme des äussersten Randes von dem Dotter ab und sei von einzelnen Zellhaufen wie von Füsschen gestützt. Ich habe bei keinem von den Lachskeimen, die ich, um die erste Gestalt der Furchungshöhle zu eruiren, in Schnitte zerlegt habe, ein Stadium gefunden, welches seiner Beschreibung und Abbildung entsprochen hätte. Wenn die Furchungshöhle in der ebenbesprochenen Gestalt sich gebildet hat, unterscheidet His am Keim eine aus gedrängten Zellen bestehende Aussenzone, den Gewölbtheil von der innern und untern Schichte, der Füllungsmasse; bei der Abflachung des Keimes entstehe in der untern Schichte ein hufeisenförmiger Riss; der in der Höhlung des Hufeisenbogens befindliche Theil der Füllungsmasse werde zur untern Schichte der Embryonalanlage, der ausserhalb gelegene Streifen zur untern Schichte des Randwulstes; über dem Riss, der sich immer mehr vergrössere, bleibe nur die obere Schichte; dieser Theil, die Mittelscheibe, dehne sich bei der Umwachsung enorm aus. Die untere Schichte lege sich an den Dotter an, sei an ihrem centralwärts gelegenen Rande dünner und lockerer und werde durch eine keilförmige Spalte von der oberen Schichte getrennt. (S. No. 13, Taf. II. F. 3.)

Van Bambeke (No. 3) entdeckte bei Leuciscus rutilus eine ganz im Keim gelegene Höhle, welche er zum Unterschied von der unter dem Keim gelegenen, später auftretenden Keimhöhle, als Furchungshöhle bezeichnet; dieselbe sei der gleichnamigen Höhle im

Batrachierei homolog und verschwinde wieder ähnlich wie eine rudimentäre Organanlage ohne Bedeutung für die weitere Entwicklung zu haben; der Keim überzogen von der Deckschicht wird als primäres äusseres Blatt bezeichnet; daraus entstehe durch Differentiation das Sinnesblatt und das Mesoderm. Durch Zellbildung um Kerne der intermediären Schichte entstehe eine Lage flacher Zellen, das Entoderm.

Häckel (No. 8) beobachtete am Mittelmeer ein Teleostierei, das wahrscheinlich einem Gadoiden angehörte; der Keim ruhe auf einer Dotterkugel, welche zu keiner Zeit der Entwicklung irgend welche andere Formbestandtheile als eine einzige Oelkugel erkennen lasse; der nach der Furchung linsenförmige Keim werde durch eine „centrifugale Zellenwanderung“ in der Mitte verdünnt und am Rande verdickt, so dass er, nachdem in Folge der Verdünnung eine centrale Furchungshöhle entstanden sei, eine gewölbte Scheibe mit verdicktem Rand darstelle; „jetzt schlägt sich der verdickte Saum der Keimscheibe nach innen um, und eine dünne Zellenschicht wächst wie ein immer enger werdendes Diaphragma in die Keimhöhle hinein;“ die Zellen derselben rücken auf der Eiweisskugel des Nahrungsdotters bis in die Mitte der Keimhöhle vor und bilden dann eine „zusammenhängende, einschichtige Zellenlage auf dem ganzen Keimhöhlenboden;“ diese „wölbe sich in die Keimhöhle hinein,“ ihr folge die „innig anhängende Dotterkugel,“ und die Flüssigkeit in der Keimhöhle werde resorbirt. Der Keim ruhe dann als eine doppelwandige Kappe der Dotterkugel auf und umwachse dieselbe; das obere Blatt, das Ectoderm sei aus drei Schichten kleinerer, das untere Blatt, das Entoderm aus einer einzigen Schichte grösserer Zellen gebildet. Das Mesoderm entstehe wahrscheinlich durch Abspaltung der Urwirbelstränge vom Ectoderm und durch bewegliche, amöbenartige Wanderzellen, welche von der untern Seite des Entoderms sich ablösen, durch dasselbe hindurch wandern, theils auf der Oberfläche des Nahrungsdotters, theils im Embryokörper selbst sich ausbreiten und schliesslich theils zu Blutzellen, theils zu Bindegewebszellen und Pigmentzellen werden.

Van Beneden (No. 4) untersuchte ein Gadoidenei, welches dem von Häckel beobachteten sehr ähnlich und wahrscheinlich von einer nahverwandten Spezies war; seine Resultate sind aber mit denen Häckels wenig übereinstimmend; er sah unter der Scheibe von Keimzellen eine zweite Schichte, welche am Rande derselben ohne scharfe Grenze in der intermediären Schichte ruhe und centralwärts eine Strecke weit unter der Keimscheibe ansteige; die Zellen dieser

Schichte seien den in der intermediären Schichte um diese Zeit zahlreich gebildeten Zellen so ähnlich und von den Keimzellen so verschieden und deutlich abgegrenzt, dass man annehmen müsse, sie entstammen der intermediären Schichte. Er bezeichnet die letztere als Entodermblatt und die ebenbesprochene Schichte als inneres mittleres Blatt; aus dem Entodermblatt soll auch später das Epithel des Darmtractus hervorgehen; das entodermale innere mittlere Blatt gebe Blut, Gefässe und Bindegewebe; das von der Deckschicht überzogene Blastoderm heisst ectodermales Blatt und spalte sich, wie er vermuthet, später in das Sinnesblatt und das äussere, mittlere Blatt. Diese Darstellung van Beneden's mit den Fig. 6 und 9 ist von allen Arbeiten über die Knochenfischentwicklung die einzige, welche mir Bedenken erregt hat gegen die Verallgemeinerung der am Lachs gemachten Beobachtung, dass die untere Schichte durch Einstülpung der oberen entstehe. Aber so lange die unmittelbar vorhergehenden und die späteren Stadien nicht genau bekannt sind, muss zwar als sehr wahrscheinlich festgehalten werden, dass hier Zellen aus der intermediären Schichte sich abfurchen, um der untern Schichte sich anzuschliessen, kann aber die Vermuthung, dass auch hier ein Umstülpungsvorgang auftrete, nicht für unberechtigt erklärt werden.*)

Ich füge diesem Abschnitt einige Bemerkungen über die Umwachsung im Allgemeinen bei.

Bei der Umwachsung schiebt der Rand des Keimes den Keimwall vor sich her, so dass die intermediäre Schichte ebenfalls über die Dotterkugel hingezogen wird und ihre Kerne später über deren ganze Oberfläche zerstreut liegen. Die Oelkugeln, welche in einer

*) Die jüngste Arbeit über Knochenfischentwickelung ist die von Hoffmann (No. IIa). Nach ihm verdicke sich der Keim am Rande, und zwar besonders in der embryonalen Gegend. „Gleichzeitig" trenne ein Spalt den untern Theil der Verdickung als unteres Blatt ab. Dieses werde durch eine spätere Spalte in Mesoderm und Entoderm getheilt. Diese Vorgänge beobachtete er besonders deutlich an den durchsichtigen Eiern von Fierasfer und Heliasis. Wenn Hoffmann keine jüngeren Forellenkeime geschnitten hat, als die von ihm abgebildeten, so ist es begreiflich, dass er auch bei der Forelle nur den Anschein einer Abspaltung fand.

breiten schüsselförmigen Schichte unter der intermediären Platte und dem Keimwall lagen, rücken theilweise mit den letzteren vor, theilweise gruppiren sie sich unter der Embryonalanlage und gewährleisten ihr die Lage an der Oberseite des Eies.

Die im ganzen Umfang des Keimes eingeleitete Bildung der untern Schichte geht nur in der Gegend der Embryonalanlage weiter; am übrigen Rande wird sie gleich wieder sistirt und es bleibt hier nur eine einfache, im Verlauf der Umwachsung abnehmende Verdickung des Keimscheibenrandes. In der Embryonalanlage wird der Umschlag immer grösser; die obere Schichte schiebt sich über die untere weg, wobei der Einfaltungsprozess fortschreitet; dadurch verlängert sich die Embryonalanlage am peripheren Ende; die untere Schichte wird auch etwas nach innen in die Keimhöhle hinein vorgeschoben und dadurch der doppelschichtige Bezirk am centralwärts gelegenen Ende verlängert. Sowohl durch diesen letzteren Vorgang, als in Folge der Ueberstülpung der Keimscheibe über die Dotterkugel verschwindet die Keimhöhle; mit Rücksicht auf die morphologische Deutung dieser Erscheinung sagt man richtiger: die Keimhöhle geht verloren bei der Einstülpung der Dotterkugel und der secundären Schichte in die primäre.

Bei der Umwachsung verdünnt sich der über der Keimhöhle gelegene Theil der Scheibe, bis nur noch eine einzige Zellenlage unter der Deckschicht ist.*)

Die Keimscheibe behält bei der Umwachsung ihre kreisrunde Circumferenz; nur tritt zuweilen das Hinterende der Embryonalanlage ein wenig über die Peripherie heraus.

Aus meiner ganzen bisherigen und folgenden Darstellung geht hervor, dass ich mich der Ansicht von His über die Bildung des Embryonalleibes nicht anschliesse. His meint nämlich, dass die Embryonalanlage, wie wir sie bisher haben enstehen sehen, zum Kopf des Embryos werde und dass der weitere Körper dadurch zu Stande komme, dass sich der Randwulst am jeweiligen Hinterende der Embryonalanlage von beiden Seiten zum Embryonalkörper zu-

*) Die mechanischen Ursachen der Vorgänge zu dieser Zeit sind schwierig zu verfolgen; es scheint dass von einem bestimmten Zeitpunkt ab die untere Schichte in Folge ihrer besseren Ernährung stärker als das Ectoderm wächst; daraus könnte man Gründe für die Verdünnung der Keimhöhlendecke, für die weitere Umwachsung und für die Verdünnung des Ectoderms im hintern Theil der Embryonalanlage ableiten.

sammenlege, so dass aus dem Randwulst jeder Seite die entsprechende laterale Hälfte des Embryos werde.

Ebensowenig billige ich die Angabe Oellachers, dass bei der Umwachsung des Dotters der in der Axe des Embryos gelegene Punkt des Randes der Keimscheibe auf der Dotterkugel fixirt sei; sie scheint mir ganz willkürlich.

Bei den Salmoniden leitet sich, wie wir gesehen haben, die Bildung der untern Schichte bald nach dem Beginn der Ausbreitung des Keimes ein; bei denjenigen Eiern, bei welchen die Quantität des Nahrungsdotters relativ zu der des Keimes kleiner ist, tritt sie später auf, d. h. wenn die Keimscheibe an der Eiperipherie über einem grösseren Winkel liegt; bei Clupea wird sie nahe am Aequator des Eis bemerklich; ebenso bei Leuciscus rutilus (wie ich aus den Abbildungen von van Bambeke entnehme); bei Gobius (Abbildungen von Kupffer) wahrscheinlich etwas jenseits des Aequators. Demgemäss erfolgen auch die Anlage des Embryos und alle damit zusammenhängenden Erscheinungen später. In diesen Fällen kann, wie Kupffer ganz richtig hervorgehoben hat, bis zur Bildung der secundären Schichte absolut kein Grund gedacht werden, warum die Umwachsung des Dotters nicht gleichförmig in der ganzen Peripherie der Keimscheibe erfolgen solle; Kupffer glaubt, dass der Schluss der Umwachsung an dem Gegenpole des ursprünglichen und bleibenden Keimcentrums erfolge. Ich habe die Umwachsung an dem Ei von Rhodeus amarus verfolgt, wo bei der länglichen Gestalt des Dotters die Axe desselben immer unzweifelhaft festgelegt ist. Der Keim lag vor der Ausbreitung über dem obern Ende (zuweilen etwas schief und excentrisch); die Ebene des Keimrandes war bis gegen das Ende der Umwachsung senkrecht auf der Längsaxe des Dotters; dann aber trat eine Assymetrie in der Art ein, dass das Dotterloch etwas seitlich zu liegen kam. Ich glaube daher, dass die Ausbreitung der Keimscheibe bei allen Knochenfischen eine allseitige sei, dass sie aber von einem für die einzelnen Spezies verschiedenen Stadium ab im embryonalen und im nicht embryonalen Theil nimmer gleichförmig bleibe.

IV.

Die Entwicklung des Medullarrohres.

Von Bär, Vogt und Lereboullet nehmen an, dass das Medullarrohr der Teleostier sich in der gewöhnlichen Weise durch Ueberwölbung der Medullarfurche und Verschmelzung ihrer Ränder bildet. Kupffer lässt beim Stichling das Medullarrohr als eine solide kielförmig nach unten vorspringende Verdickung des obern Blattes entstehen; unter der Deckschicht bildet sich eine Furche, welche nach unten vordringend und nach oben sich schliessend den Kiel aushöhlt. Ebenso wird nach Schapringer (Wiener Sitz.-Ber. 64. II. 1871) und nach Weil (No. 31) das Medullarrohr durch einen soliden, dem oberen Blatt angehörigen Strang angelegt. Die spätere Höhle soll aber ohne Zusammenhang mit der oberflächlichen Furche durch eine Spaltung im Inneren des Kiels entstehen. Nach Oellacher sind in dem Kiele die Zellen beider Schichten um eine als Axe des Embryo gedachte Linie gruppirt; aus dem oberen Theile dieses Axenstranges bildet sich die solide Anlage des Markrohres, aus dem unteren die Chorda. „Zur Zeit der Entstehung der Höhlung ist der Medullarstrang mehr und mehr in seiner ganzen Ausdehnung auf zwei einfache Zellreihen reducirt, welche den früheren äussersten Cylinderzellenschichten des Sinnesblattes oder Medullarstranges entsprechen.“ Stellenweise können auch noch Zellen im Innern liegen, die sich auflösen und so das Hohlwerden des Stranges unterstützen, welches durch Auseinanderweichen der beiden Zellschichten erfolgt.

Götte ist nach eingehenden Untersuchungen an Forellenembryonen zu folgenden Resultaten gekommen: Die erste Anlage des Centralnervensystems erscheint als breite Verdickung des oberen Keimblattes (Axenplatte); diese zieht sich von beiden Seiten zu einem medianen Kiel zusammen, indem die in der Medianebene gegeneinander gestauten Zellenmassen nach unten ausweichen; die Axenplatte schlägt so gewissermassen eine geschlossene Falte, was auch durch

die vergängliche, oberflächliche Falte angedeutet wird. Wird dann die Falte oben zusammengeschnürt, so weichen ihre Platten unten auseinander, so dass in der Medianebene eine Spalte entsteht. Die von Götte gegebene Darstellung der Entstehung des Kiels ist auch von His acceptirt; sie scheint vollständig den objektiven Verhältnissen zu entsprechen. Die „pallisadenförmigen Zellen des Ectoderms, die ihre Gestalt dem Seitendrucke verdanken und in der Nähe der Medianlinie von beiden Seiten abwärts vordringen“ sind leicht zu sehen (s. Taf. III); auch die von Calberla für Syngnathus gegebenen Abbildungen lassen die gleiche Anordnung der Zellformen erkennen.

Viel schwieriger als seine Erklärung des Kiels ist Götte's Darstellung von dem Entstehen der Höhlung zu begreifen. Da der Kiel durch eine Art Einfaltung entstanden ist, so kommt die Höhlung durch „Auseinanderweichen der Wände der geschlossenen Falte“ zu Stande. Es wäre dies sehr einleuchtend, wenn man die Innenseite der Wände der Falte als die früheren Aussenseiten der muldenförmigen Vertiefung auffassen und während der Einfaltung immer abgegrenzt denken dürfte. Aber „ich muss entschieden bestreiten,“ sagt Götte, „dass die Deckschichte oder eine andere continuirliche Zellschicht sich von oben her faltenförmig in den von den übrigen Zellschichten gebildeten Kiel einsenkt, und so zur Auskleidung einer continuirlichen, wenn auch noch so engen Spalte wird, die sich später zum Centralkanal der Röhre erweiterte.“ Götte schliesst nur aus der gesetzmässigen Erscheinung der Spalte, „dass in der Richtung der Medianebene der Zusammenhang der Zellen beständig lockerer ist, also zwischen beiden Seitenhälften des Kiels eine gewisse Scheidegrenze besteht;“ „dies gestattet aber gerade den Vergleich derselben mit einer geschlossenen Falte, welche sich alsdann von der offenen Falte anderer Wirbelthierembryonen,*) die auch zuweilen theilweise spaltförmig eng wird, nicht mehr unterscheidet.“ Diese Auffassung ist, wie ich glaube, für die Erkenntniss des wirklichen Sachverhaltes sehr werthvoll. Die Entstehung der Höhle ist aber dadurch nicht mechanisch erklärt; denn die erklärende Ursache, nämlich der lockerere Zusammenhang, welcher die beiden Schichten trennt, ist nicht beobachtet, sondern nur hypothetisch vorausgesetzt.

---

*) Neuere Untersuchungen an Vogelembryonen (Braun am Wellenpapagei, Gasser am Huhn und der Gans) haben gezeigt, dass hier der hinterste Theil des Medullarrohres sich solid anlegt.

Calberla hat den betreffenden Vorgang ebenfalls auf Durchschnitten untersucht und zwar an Embryonen von Salmo und besonders von Syngnathus; er stellt der Auffassung Götte's folgende sehr klar entwickelte Ansicht gegenüber. Die Bildungsweise der Auskleidung des Medullarrohres ist ebenfalls derjenigen der übrigen Wirbelthiere homolog. Zur Zeit des Auftretens der Rückenfurche werden durch die Vermehrung der lateral derselben gelegenen Zellen der oberen Schichte („innere Schichte des Ectoderms") die Zellen der Deckschicht („obere Schichte des Ectoderms"), welche die Rückenfurche auskleiden, „gegeneinander und zugleich weiter in's Innere der vorerst soliden, kielförmigen Anlage des Medullarrohres gedrängt." „Nach der Abschnürung der soliden Medullarrohranlage durch das inzwischen bedeutend verdickte Mesoderm befinden sich die von der Deckschicht abstammenden Zellen in zwei Schichten im Innern der Medullarrohranlage gelagert; indem sie auseinanderweichen, entsteht das Lumen."

Leider hat Calberla die Einzelheiten seiner Beobachtungen über die Einstülpung bei den Salmoniden nicht veröffentlicht und auch keine Zeichnung davon gegeben. Da nun Götte das Einfalten der Deckschicht auf das Entschiedenste bestreitet, so bleibt das wirkliche Verhalten fraglich. Gerade bei den Salmoniden ist durch die grosse Zahl der Zellen die Beobachtung erschwert; die Deckschicht besteht um diese Zeit aus flachen Zellen und ist in der Gegend der Medianebene nur schwer zu erkennen. Ich habe an keinem Schnitte mit Sicherheit das Eindringen der Deckschicht beobachten können, aber an Präparaten jeden Alters den einfachen ununterbrochenen Verlauf der Deckschicht verfolgt (s. Taf. III. Fig. 1, 2, 5, 6, 11).

Nachdem ich soeben Götte's Ansicht über die Bildung des Medullarrohres besprochen habe, will ich im Anschluss daran seine eigenthümliche Darstellung der Anlagen der Sinnesorgane aus der „Sinnesplatte" erwähnen. Nach Götte's Beobachtungen bei der Forelle verdünnt sich die Axenplatte zu beiden Seiten des Kiels bis nur eine einzige Zellschicht unter der Deckschicht bleibt, und dieser Vorgang erfährt im Kopftheil der Embryonalanlage eigenthümliche Modificationen. Wenn die Axenplatte in der Medianlinie sich zur Bildung des Kieles einfaltet, werden jederseits vom Kiel die von diesem Prozess noch unberührten „Seitentheile der Axenplatte" unterschieden (s. Taf. III. Fig. 1, 2, 3). Im vorderen Theile der Embryonalanlage sind dieselben besonders breit und durch leichte

Anschwellung der Axenplatte ausgezeichnet. Götte nannte sie hier Sinnesplatten; er bemerkte an diesen eine ganz leicht angedeutete Dreitheilung. Die Seitenplatten ziehen sich in die Medullaranlage hinein, d. h. sie verdünnen sich, indem die Zellen in den Kiel gedrängt werden. Von diesem Prozess werden die drei Theile der Sinnesplatten in folgender Weise ergriffen. Aus dem vordersten derselben gehe die verdickte Stelle des Ectoderms hervor, welche die Anlage des Geruchsorganes bilde; der zweite, welcher der dickste und grösste ist, werde in den Kiel hineingezogen und bewirke die den spätern Augenblasen des Gehirns entsprechende Verdickung desselben; der dritte trete wie der erste nicht in die Medullaranlage ein, sondern bereite als Verdickung des Ectoderms an der Einstülpungsstelle das Ohrbläschen vor. Ein solches Verhalten der Axenplatte zu den Sinnesorganen ist nur bei den Knochenfischen deutlich zu bemerken.

Ich theile keineswegs die Ansicht Götte's, dass wir „die einfache, ursprünglich vielleicht dreitheilige Sinnesplatte, insofern sie die grossen Verschiedenheiten der differenzirten Anlage der Sinnesorgane auf eine gemeinsame, einfache Grundlage zurückführt, unbedingt auch für eine phyletisch primitive Bildungsstufe dieser Anlage erklären, die sich bei den Teleostiern allein deutlich erhalten hat.“ Selbst wenn ich mich der Darstellung Götte's hinsichtlich der Befunde vollständig anschliessen könnte, so würde ich diese Vorgänge nur als sehr früh schon eintretende Vorbereitungen für die Bildung der Sinnesorgane ansehen und sie nach der allgemeinen Erfahrung erklären, dass die biologischen Anpassungen, unter welche vor allen die Sinnesorgane gehören, bei den phylogenetisch jüngeren Formen früher und bedeutender in der Ontogenese sich anlegen; so würde ich es auffassen, wenn schon vor und während der Ausbildung des Kiels die zu seiner Bildung bestimmten Zellen da massiger liegen, wo die Augenblasen entstehen sollen, oder wenn die Stelle, wo das Ohrbläschen liegen wird, sich nicht erst wie der übrige Hauttheil des Ectoderms verdünnt, und daher die phylogenetisch secundäre Verdickung von Anfang an besitzt. Ich habe beim Lachs die Dreigliederung der Sinnesplatten nicht bemerkt und kann wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, Götte's Lehre nach meinen Präparaten nicht bestätigen.

Ich werde jetzt die Bildung des Medullarrohres so, wie ich mir dieselbe vorstelle, in zusammenhängender Weise darlegen. Die Keimscheibe, wie wir sie früher haben sich entwickeln sehen, besteht aus der sehr verdünnten Decke der Furchungshöhle, aus dem Randwulst, welcher durch die ringsum eingeleitete aber sistirte Bildung der untern Schichte entstanden ist und aus der Embryonalanlage, in welcher unter der verdickten Ectodermplatte die ungefähr gleich dicke untere Schichte liegt; die Embryonalanlage ragt vom Randwulst aus gegen das Centrum so vor, dass ihre vordere Begrenzung im Grundriss einem kleinen Kreissegment gleicht. Wenn die Keimhöhlendecke während der Präparation eingesunken ist, kann man die Embryonalanlage an der Oberfläche des Keimes als eine vom Randwulst vorspringende, schildförmige Verdickung bemerken.

Bei einem Keim von 2,2 m/m Durchmesser sah ich dagegen die ganze Embryonalanlage so eingesunken, dass sie äusserlich durch eine breite, etwas mehr als ein Dritttheil des Durchmessers lange, vorn in flachem Bogen begrenzte Vertiefung angedeutet war; wenn dieser Befund kein anormaler ist, so ist er daraus zu erklären, dass in Folge der seitlichen Spannung, welche um diese Zeit im Ectoderm entsteht, die ganze Embrynalanlage nach unten gedrückt wurde. Ich zerlegte diesen Keim in Längsschnitte; Ectoderm und Entoderm konnten an demselben noch sehr gut getrennt werden.

Ein etwas grösserer Keim (2,5 m/m) hat die von His in Fig. 5 gezeichnete Form; es erhob sich nämlich das Ectoderm der Embryonalanlage seitlich von einer breiten Einsenkung in zwei vorn convergirende Falten, die Medullarwülste, während das Hinterende der Embryonalanlage in Folge der hier erfolgenden Bildung der Chorda etwas hervorragte. An den vordern Schnitten dieses Embryos war es schwer Ectoderm und Entoderm zu scheiden; die beiden Schichten sind überhaupt nur in Folge geringer Unterschiede der Zellformen trennbar, und diese werden in der Medianebene zeitweilig durch die eigenthümlichen Druckverhältnisse verwischt; ich glaube nicht, dass diese Erscheinung eine physiologische oder morphologische Bedeutung hat, aber sie ist wichtig, weil sie zur Stütze jener Lehre gedient hat, nach welcher das Mesoderm ganz oder theilweise aus dem Ectoderm entstehe. Es scheint, dass die Bildung der Rückenwülste nicht immer im gleichen Stadium des Prozesses der Kielbildung erfolgt; denn während in dem eben besprochenen Keim die Medullarplatte in der Medianebene durch die Chorda eingedrückt und noch nicht

zum Kiel verdickt war, aber doch deutliche Medullarwülste besass, zeigte ein Keim von 3,5 m,m Durchmesser die Rückenwülste noch sehr schwach entwickelt, obgleich die Kielbildung im hintern Theil der Embryonalanlage schon ziemlich weit fortgeschritten war; ich will diesen Keim genauer besprechen, weil er mit den Forellenkeimen des entsprechenden Stadiums Aehnlichkeit hat und, wie ich glaube, unentstellt durch die Härtung das Wesentliche am deutlichsten zeigt (s. Taf. II. Fig. 4). An demselben bemerkt man als äusserliche Spuren der Embryonalanlage eine kleine runde Anschwellung auf dem Randwulste („die Schwanzknospe") und zwei flache Erhebungen, welche von der letztern ausgehen, nach vorn hin unter allmähliger Erhöhung sich von einander entfernen und dann medianwärts zusammen neigen; zwischen denselben liegt die nach vorn verbreiterte Rückenfurche. Die Länge dieser Figur beträgt etwas weniger als die Hälfte des Keimdurchmessers. In diesem Keime stellt das Ectoderm der Embryonalanlage eine dicke, nach den Seiten hin sich verdünnende Platte dar (s. Taf. III. Fig. 1, 2, 3), welche aus seitlich komprimirten, pallisadenartigen Zellen besteht; dieses Aussehen der Zellen ist in der untersten Zellenlage am deutlichsten, und diese scheint bei dem nun folgenden Einfaltungsprozess sozusagen die Führung zu haben. Im hintersten Theile der Embryonalanlage zeigt die Axenplatte den Kiel und ist seitlich von demselben beinahe gleichmässig dünn (s. Taf. III. Fig. 1); die unterste Zellenlage des Ectoderms biegt von beiden Seiten in den Kiel nach unten und nimmt nahe der Mittelebene, wo der Kiel durch die Chorda abgeflacht ist, einen horizontalen Verlauf. An den Schnitten, welche den hintern Theil der Rückenfurche getroffen haben, werden seitlich von einer seichten Einsenkung die obenerwähnten flachen Erhebungen wahrgenommen; sie resultiren aus dem Gegendruck der nach unten vordringenden Zellschichten (s. Taf. III. Fig. 2). Durch die Kielbildung des Ectoderms wird auch die untere Schichte, in welcher zu dieser Zeit die Differenzirung in Chorda, Entoderm und Mesoderm statt hat, nach unten gedrückt, so dass die ganze Embryonalanlage in der Mitte kielförmig gegen den Dotter vorspringt. Bei den noch etwas weiter nach vorn gelegenen Schnitten ist die Kielbildung nur durch eine flache Ausbauchung der Ectodermplatte angedeutet; seitlich von derselben zeigt die Axenplatte wieder eine flache Anschwellung („Seitentheile" der Axenplatte). Die Rückenfurche hat hier einen breiten Boden und es lassen sich daher allmälig an derselben

zwei seitliche Ränder unterscheiden. Der Boden der Rückenfurche ist auf den wieder etwas weiter nach vorn liegenden Schnitten etwas erhoben; es sind nämlich hier, wo die Axenplatte sehr dick ist, noch nicht alle Zellen derselben von dem seitlichen Druck und der kielbildenden Bewegung ergriffen, sondern unter der breiten Rückenfurche, also zwischen den Umknickungsrändern der Axenplatte befindet sich eine Masse runder Zellen, welche etwas in die breite Rückenfurche vorragt (s. Taf. III. Fig. 3 *μ*).

Betrachten wir einen etwas älteren Embryo [Keimdurchmesser 4 m/m] (s. Taf. III. Fig. 4, 5, 6). Die Embryonalanlage erscheint äusserlich als eine längliche, schmal lancettliche Erhöhung, welche aus zwei Wülsten besteht, die eine tiefe, breite Furche begrenzen; die letztere verschmälert sich etwas nach hinten und verflacht sich im letzten Drittel der Embryonalfigur. Die Querschnittserie zeigt von hinten nach vorn eine Strecke weit das gleiche Aussehen, wie der hinterste Theil der Embryonalanlage im frühern Stadium. Die Axenplatte bildet den Kiel und ist zu dessen Seiten nahezu gleichförmig verdünnt. Ein Querschnitt durch den hintern flacheren Theil der Rückenfurche aber zeigt seitlich vom Kiel eine leichte abermalige Verdickung des Ectoderms, welche eine etwas schräge Stellung hat und die Rückenfurche nach aussen begrenzt (Taf. III. Fig. 5). Etwas weiter vorn, wo die Rückenfurche breiter und seitlich durch die markirten und nach innen steil abfallenden Rückenwülste eingeschlossen ist, findet man diese Anschwellungen grösser und nach innen und aussen schärfer abgesetzt; wir erkennen darin die „Seitentheile der Axenplatte“ des früher besprochenen Stadiums wieder; die seither erfolgten Veränderungen der Axenplatte sind folgende: die Mitte der Axenplatte wurde zur Bildung des Kiels nach unten gedrängt; dabei wurden die vorhin noch am Boden der Furche vorhandenen runden Zellen ebenfalls dem Druck von der Seite und von oben unterworfen, und nahmen die platte Form der übrigen Zellen des Kiels an. Die Rückenfurche wurde vertieft, die Seitentheile der Axenplatte erhielten eine schräge Stellung; die letzteren wurden dadurch scharf abgesetzt von den noch weiter seitlichen Theilen des Ectoderms, welche medianwärts und (in Folge des Gegendrucks) aufwärts vordringen; durch den Druck dieser seitlichen Theile wurden sie gebogen und theilweise scharf eingeknickt (Taf. III. Fig. 6). Die Umbiegungsstelle derselben in die äusseren seitlicheren Theile bildet den Medullarwulst (Taf. III. Fig. 3, 4, 5, 6 *ρ*).

Bei den etwas älteren Embryonen sehen wir das Medullarrohr sich schliessen. Meine Querschnitte durch einen Embryo, dessen Medullarfurche vorn noch ziemlich breit offen war, dann sich vollständig schloss, und dann wieder auf eine kurze Strecke sich öffnete, zeigten mir, dass die Medullarwülste sich nähern, indem die Zellen der Seitenplatten theilweise nach unten in den Kiel gedrückt werden (Taf. II. Fig. 5; Taf. III. Fig. 7, 8, 9, 10, 11); die Stelle, wo die Medullarwülste sich berührten (Fig. 9), zeigte den Kiel durch die Zellen der Seitenplatten verbreitert, die Furche aber eine kleine Strecke weit durch ein wirkliches Aneinanderlegen ihrer Ränder geschlossen; ebenso scheint auch der Verschluss der Furche im vorderen Embryonaltheile durch Näherung und Aneinanderlegung der Ränder zu erfolgen. Hier wird also in der That eine geschlossene Falte gebildet; es wäre naheliegend zu glauben, dass von ihr die Bildung der Höhlung ausgeht. Es war mir aber nicht möglich, auf den Querschnitten eines etwas älteren Embryo's, der äusserlich kaum noch eine Spur der Medullarfurche zeigte, eine unzweifelhafte, mediane Trennungslinie zu verfolgen, welche den oberen Theil des Kieles in zwei Hälften getheilt hätte (Taf. III. Fig. 12 u. 13). Der Kiel war gegen früher bedeutend nach unten verlängert; er war nach den Seiten durch die schon oben erwähnte Schichte platter Zellen deutlich abgegrenzt; an manchen Stellen in der Tiefe des Kiels bestand der letztere nur aus diesen beiden Lagen, deren Zellen keilförmig gegeneinander verschränkt waren; wo der Kiel breiter war, lagen gleichmässige, flache Zellen im Innern.

Zur mechanischen Erklärung des Hohlwerdens genügt es, wie ich glaube, anzunehmen, dass die beiden obenerwähnten äussersten Zellagen des Kiels wachsen; eine etwaige Ausdehnung nach unten wird durch die Chorda, eine solche nach oben durch die (in Folge seitlichen Druckes) an der frühern Vereinigungsstelle der Medullarwülste dichtgedrängte Zellmasse erschwert; daher müssen sich die Schichten nach der Seite ausbiegen und von einander lösen (s. Taf. III. Fig. 17 u. 18). Es spricht für eine im Kiel vorhandene Spannung, dass sich derselbe kurze Zeit vor dem Hohlwerden sowohl in horizontalen, als in vertikalen Ebenen mannigfach nach den Seiten krümmt (s. Taf. III. Fig. 12).

Während der Ausbildung des Medullarrohrs nimmt die Länge des Embryo bedeutend zu, der Querschnitt aber wird kleiner. Am Medullarkiel und der Chorda ist die Verschmälerung besonders deutlich.

Zugleich verdünnt sich das Ectoderm zu beiden Seiten des Medullarstranges in der Art, dass von demselben nur eine einzige Zellenlage unter der Deckschicht zurückbleibt; nimmt man mit His (14, S. 216) an, dass die dünnsten Stellen des Keimes die des intensivsten Flächenwachsthums sind, so würde die einzellige Ectodermlage, welche bis zu dem das Ei umwachsenden verdickten Keimrand über das Ei sich erstreckt, gegen die Ränder des Medullarkiels von den Seiten einen Druck ausüben, aus dem das Hineingedrängtwerden der Seitenplatten in die Medullaranlage, die Näherung der Rückenwülste, die Abschnürung des Medullarrohres und vielleicht auch die Verschmälerung und Verlängerung des Embryos erklärt werden könnten.

Zur morphologischen Deutung dieser Vorgänge bei der Bildung des Medullarrohres will ich dieselben mit den entsprechenden Erscheinungen bei den Batrachiern vergleichen; ich halte mich dabei an die zahlreichen Abbildungen in dem bekannten Werke Götte's (No. 6c.). Bei der Bildung des Medullarrohres der Unke mögen zwei Prozesse unterschieden werden, nämlich erstens die mediane Einfaltung und zweitens die beiden lateralen Auffaltungen. Die äussere Wirkung des ersten Vorganges ist die Bildung der „Rückenrinne"; diese Erscheinung kennzeichnet aber nur die Einleitung des medianen Einstülpungsprozesses; derselbe kann erst als beendet angesehen werden, wenn sich die Mitte der Medullarplatten soweit gesenkt hat, dass dieselben von da an schief aufsteigen, um die seitliche Wand des Medullarrohres zu bilden. Diesem medianen Einstülpungsprozess entspricht bei den Salmoniden die Bildung des Kieles; die Rückenfurche derselben muss, soweit sie ein Ausdruck der Kieleinfaltung ist, der Rückenrinne der Batrachier homolog gesetzt werden, also im hintern Theile des Embryos im Stadium der Fig. 4, Taf. II; auch im Stadium der Fig. 1 in der Arbeit von His (No. 14), welches, wie ich glaube, zwischen die beiden von mir beschriebenen Stadien fällt,*) möchte ich die in der Mitte der breiten Medullargrube liegende Furche als Rückenrinne bezeichnen. Gleichzeitig mit der medianen Einfaltung verlauft bei der Unke der Prozess der seitlichen Auffaltung; ihr äusserer Ausdruck ist die Bildung der beiden Rückenwülste, welche im vordern Theil der Embryonalanlage am deutlichsten auftreten, nach vorn zusammenfliessen, gegen das Hinter-

*) Die absolute Grösse der Keimscheibe kann der individuellen Schwankungen wegen nicht in genauer Weise zur vergleichenden Fixirung der Entwicklungsstadien benützt werden.

ende einander sich nähern und verstreichen; sie entstehen dadurch, dass die lateralen Ränder der Medullarplatten durch den medianwärts gerichteten Druck des angrenzenden Ectoderms aufwärts gebogen werden. Die Bildung des Medullarrohres erfolgt durch die Combination der aufwärtsgehenden und der abwärtsstrebenden Bewegung; dabei wird aber von jeder Medullarplatte ein breiter, medianwärts gelegener Theil fast ohne sich zu biegen schräg gestellt, während der laterale Theil stark gebogen, ja (im Vorderkopfe) eingeknickt wird. In der Kopfgegend sind diese beiden Theile der Medullarplatte an der Unterseite der letzteren durch eine leichte Furche getrennt. Die Schrägstellung des medianen Theiles der Axenplatte entspricht der Kielbildung der Salmoniden, die Biegung und Annäherung der Seitentheile entspricht der Biegung, Aufrichtung und Annäherung der Sinnesplatten. Diese Homologisirung lässt sich vollständig durchführen. Bei den Salmoniden wird jene obenbesprochene feine Rückenrinne sehr bald unkenntlich, weil im vordern Theil der Embryonalanlage sich dicke Wülste erheben, welche nach vorn zusammenfliessen und zwischen welchen die Axenplatte in eine breite Rückenfurche eingesunken erscheint (Taf. II. Fig. 5); die Querschnitte zeigen, dass ebenso wie bei der Unke die seitlichen Theile der Axenplatten eine scharfe Biegung erfahren haben, und dass ihre äussern Ränder zu jenen Rückenwülsten erhoben sind (Taf. III. Fig. 3, 5, 6 ρ); die mediane (Taf. III. Fig. 3, 5, 6 mg) und die laterale Abgrenzungsfurche der Seitenplatten, welche schon früher angedeutet waren, finden wir sehr ausgeprägt. Bei der Unke legen sich die äussern Ränder der Seitentheile der Medullarplatten zum Abschluss des Rohres zusammen und verschmelzen; ebenso verhalten sich die äussern Ränder der Seitenplatten des Lachses, nur bleibt hier unterhalb des Verschlusses kein Hohlraum, weil die eingefalteten Schichten aneinander liegen und zwar so, dass nicht einmal eine mediane Trennungsfläche verfolgt werden kann (vgl. Taf. III. Fig. 8—11, 12, 13; Taf. IV. Fig. 14).

Ich glaube, dass bei der Unke wie bei der Forelle die laterale Abrenzung des Medullartheils des Ectoderms dann erfolgt, wenn an der Unterseite jene Furche auftritt, welche in der Linie der späteren Medullarwülste (Taf. III. ρ) liegt; innerhalb derselben sind beim Lachs die Seitenplatten und der Kiel, bei der Unke die lateralen und der mediane Theil der Axenplatte; die Verdickung des Ectoderms, aus welcher das Ohrbläschen hervorgeht, liegt ausserhalb dieser Linie, ich rechne sie deshalb zu keiner Zeit zum Hirn.

V.

Uebersicht der Organentwickelung aus der untern Schichte.

Aus der untern Schichte geht das Mesoderm, die Chorda und das Entoderm hervor.

Die erste Anlage der Chorda ist eine nahe dem hintern Ende des Embryo in der untern Schichte auftretende concentrische Anordnung von Zellen (s. Taf. III. Fig. 1, 2), auf welche dann die Bildung eines soliden Stranges folgt (s. Taf. III. Fig. 4, 5, 6). Dieser liegt nach oben dem Medullarkiel unmittelbar an; unter ihn setzt sich das seitlich zur selben Zeit deutlich differenzirte Entoderm fort, als ein- oder mehrfache Zellenlage. Daher wird das Mesoderm durch den Medullarkiel und die Chorda in zwei seitliche Lager geschieden. Dieser Bildungsvorgang schreitet immer weiter nach vorn vor und die entstandene Chorda verlängert sich durch Wachsthum und durch mit Verdünnung verbundene Streckung; ferner findet in der Schwanzknospe, die den Embryonaltheil des Randwulstes, die Uebergangstelle der oberen Schichte in die untere repräsentirt, ein lebhaftes Wachsthum statt, in Folge dessen Chorda, Medullarrohr und alle übrigen Theile des Embryonalkörpers von hinten her allmälig verlängert werden. Diese Angaben über die Entstehung der Chorda sind auf meine Präparate und auf die Darstellungen Calberla's (No. 5) und Götte's (No. 6 b) gegründet.

Der Querschnitt der seitlichen Mesodermlager hat die Form eines Dreiecks, dessen lateral gelegener Winkel ziemlich spitz ist. Es ordnen sich allseitig die an der Grenze gelegenen Zellen zu einer deutlichen Lage an (Taf. III. Fig. 4, 5). In dem medianen breiten Theil der Mesodermstreifen treten in bestimmter Entfernung von einander Querwände auf, indem die obengenannte Zellenlage von der medianen untern und obern Oberfläche her faltenartig hereinwächst; dieser Prozess beginnt im vordern Rumpftheile und schreitet von hier nach vorn bis zum Kopf und nach hinten bis zur Schwanzknospe weiter. Die so gebildeten Urwirbel werden auch lateralwärts durch eine deutliche Zellenlage abgeschlossen (Taf. III. Fig. 17, 19, 20). Der laterale, keilförmige Theil der seitlichen Mesodermlager wird gleichzeitig medianwärts abgegrenzt; er besteht theilweise von Anfang an nur aus zwei Zelllagen, nämlich den beiden Begrenzungsschichten der Mesodermlager, theilweise enthält er noch Zellen, die sich bald diesen ersten einordnen; die so entstehen-

den beiden Blätter sind die Parietalplatten (Taf. III. Fig. 17 u. ff.). Zwischen den Anlagen der Urwirbel und den Parietalplatten bleibt im Rumpftheil ein unsegmentirter schmaler Streifen, welcher durch die ganze Höhe der Mesodermplatten reicht; es ist die „intermediäre Zellenmasse“. Dieselbe wird bald nach unten und medianwärts gedrängt, wobei die Parietalplatten an die Urwirbel heranrücken (Taf. III. Fig. 17). Die intermediären Zellmassen treffen von beiden Seiten her in der Medianebene über dem Darme zusammen und verschmelzen hier zu einer viereckigen oder rundlichen Zellmasse (Taf. III. Fig. 20; Taf. IV. Fig. 6). Unterdessen ist zwischen den beiden Blättern der Parietalplatten ein Hohlraum, die Parietalhöhle, entstanden; die Bildung derselben, welche in der Kiemengegend ihren Anfang nimmt, erfolgt in der Weise, dass die obere und die untere Parietalplatte medianwärts durch eine vertikale oder schräge Wand ineinander übergehen, lateralwärts aber zu einem keilförmigen, scharfen Rand sich zusammenlegen; der letztere beginnt die Dotterkugel zu umwachsen, wobei sich die obere Parietalplatte (Somatopleura) an das Ectoderm, die untere an den Dotter anlegt (Taf. III. Fig. 17, 18, 20; Taf. IV. Fig. 2, 5 u. a.).

Nach den neuern Theorien über das Wesen des Mesoderms, welche Balfour und Hertwig aufgestellt haben, muss man die seitlichen Mesodermstreifen phylogenetisch als seitliche Divertikel der Darmhöhle ansehen. Die ontogenetische Entstehung der Urwirbel und der Parietalplatten ist beim Lachs eine in mehrfacher Hinsicht durch Anpassung veränderte; die Mesodermstreifen entstehen nicht als hohle Seitentheile eines hohlen Urdarmes, sondern sozusagen durch Abschnürung solider Massen, durch „Differentiation“ aus der untern Schichte. Es sind bei der Bildung derselben noch keine Zellgruppirungen oder Vorgänge nachgewiesen, welche sie als Einfaltungen charakterisirten. Ferner entsteht die Höhle nicht, wie es noch bei den Selachiern stattfindet, durch die ganze Breite der Mesodermstreifen, so dass auch die Urwirbel noch hohl angelegt werden, sondern sie tritt nur da auf, wo sie persistirt, nämlich in den Parietalplatten.

Im vordern Rumpftheil, wo die intermediären Zellmassen verschmälert oder nicht mehr vorhanden sind, wächst der mediane, untere Rand der Urwirbel um die Chorda herum und verschmilzt mit dem der andern Seite (Taf. IV. Fig. 1, 2 u. 7). In geringerem Maasse und weniger deutlich schreitet dieser Prozess nach hinten

fort, wenigstens entsteht die Aorta, wie ich glaube, aus Zellen der Urwirbel. In späterer Zeit wachsen von der Innenseite der Urwirbel Zellen (nach Goette „interstitielles Bildungsgewebe") aus, welche die Skeletanlagen (s. Taf. IV. Fig. 9 φ) und ein interstitielles Netzwerk verästelter Zellen (s. Taf. IV. Fig. 9, 8 φ' u. φ'') liefern.

Die intermediäre Zellenmasse bildet an dem Embryo vom 19. Tage einen Strang von grossem rundlichem Querschnitt (s. Taf. IV. Fig. 5, 6, 7), welcher von der Anlage der Vorniere reicht bis in die Gegend, in welcher der Darm zur Afterbildung ausgebuchtet ist, also bis zum Rumpfende; das Aussehen der Zellen ist das gleiche wie in den Anlagen der Dottervenen. Oellacher gibt an, dass sie „als wahre Darmfaserplatte sensu verbi penitiore das Stroma für die Urniere und den Darm" liefern, aber er bespricht keine Befunde, welche dies belegen. Bei dem Embryo vom 42. Tage (Taf. IV. Fig. 9, vergl. Fig. 5 u. 6) traten die Parietalplatten über dem Darm medianwärts ganz nahe zusammen; darüber an der Stelle der intermediären Zellenmasse lagen die „vena cava"*) und die Aorta. Es ist höchst wahrscheinlich und hinsichtlich des vordern Theiles ganz sicher, dass die Aorta aus Zellen hervorgeht, welche von den Urwirbeln her unter die Chorda vorgedrungen sind. Also muss ich annehmen, dass aus der intermediären Zellenmasse die „vena cava" mit einer grossen Menge Blutkörperchen entstanden ist. Die durch den ganzen Körper einheitliche vena cava wird eine kleine Strecke hinter der Urniere getheilt durch ein Septum, in welchen Blutgefässe aus der Aorta nach dem Darm gehen; die beiden Aeste weichen weiter nach vorn auseinander, verlaufen in der Gegend der Vorniere seitlich von derselben unter den Urnierengängen (Taf. IV. Fig. 10, vergl. Fig. 7) und münden dann durch den Ductus Cuvieri in den Sinus venosus des Herzens ein. Ferner ist die vena cava im hintersten Theile des Rumpfes von kleinen arteriellen Gefässen in der Medianebene durchsetzt (s. Taf. IV. Fig. 9); dieselben scheinen den Darm zu umlaufen und in die Subintestinalvene einzumünden; theilweise war ihre Anlage schon bei dem Em-

*) Eine Darstellung der Entwickelung der Circulation gibt Vogt (No. 30). Das Gefässsystem dieses Embryos vom 42. Tage war etwas weniger weit entwickelt als das von Vogt in Fig. 71 (Tab. III) abgebildete. Ich habe für die Venen dieselben Bezeichnungen gebraucht wie Vogt und will hier die Frage ihrer Berechtigung nicht discutiren („vena cava" scheint = vena cardinalis aut. = Goette's „Stammvene" zu sein).

bryo vom 19. Tage in der intermediären Zellmasse zu sehen (s. Taf. IV. Fig. 5).

Der Urnierengang und die Vorniere entstehen von den Parietalplatten aus in folgender Weise: Oellacher*) beobachtete, dass die Parietalplatten, nachdem das Lumen innerhalb derselben entstanden ist, im vordern Rumpftheil, nahe der Linie, in welcher die obere Parietalplatte in den schrägen und untern Theil umbiegt, nach oben eine Ω förmige Falte bilden; der Faltungsprozess schreite langsam nach vorn, rascher und länger nach hinten fort, und die Falte schnüre sich sehr rasch successive zum Urnierengange ab (Taf. III. Fig. 20; Taf. IV. Fig. 1). Im hintern Rumpftheil, wo noch kein Hohlraum zwischen den Parietalplatten existirt, ist auch die Falte eine geschlossene, aber erhält sehr bald eine Höhlung. Der Urnierengang mündet am vordern Ende der intermediären Zellenmassen in die Leibeshöhle; hier hat sich das Parietalblatt zu einer viel breitern Falte eingestülpt als sonst (s. Taf. IV. Fig. 1); dies ist die Anlage der Vorniere. Götte hat von derselben einige Zeichnungen gegeben. Meine Befunde (s. Taf. IV. Fig. 1 u. 7) stimmen sehr gut mit diesen überein. Der Querschnitt der Anlage der Vorniere zeigt eine laterale Ausbuchtung (s. Taf. IV. Fig. 1 ug), die Einmündung des Urnierenganges; medianwärts liegt ebenfalls eine Ausbuchtung (Fig. 1 if). Dieselbe ist durch eine breite Einfaltung des Parietalblattes (Fig. 1 u. 7 σ) von der Leibeshöhle getrennt; die Falte, welche den Vornierenraum von der lateralen Seite her unten begrenzt (Fig. 7 ψ), verwächst mit dem untern Rande dieser medianen, breiten Falte; der dadurch abgeschlossene Raum der Vorniere erweitert sich medianwärts, bis an der Medianebene die beiden Höhlen ganz nahe zusammentreten. Die mediane Wand zeigt dann einen traubigen Auswuchs, in welchen von der Aorta aus ein kleines Gefäss eintritt (s. Taf. IV. Fig. 10 gl). Nach der Darstellung Götte's ist dieser traubige Auswuchs aus dem obern Rand jener breiten, medianen Falte entstanden; auch meine Befunde sprechen für diese Ansicht (Fig. 7 gl). Die Vorniere ist einer Bowmann'schen Kapsel, der traubige Auswuchs mit seinen Gefässschlingen einem Glomerulus zu vergleichen. In diesem Stadium der Ausbildung der Vorniere vereinigen sich die Urnierengänge über dem

*) Die ältere Arbeit von Rosenberg über die Urniere der Teleostier konnte ich leider nicht erhalten.

Enddarme zu einer grossen Harnblase, welche durch einen kurzen Gang in den Enddarm übergeht, so dass eine kurze Cloacke existirt (Taf. IV. Fig. 8, 11). Dieser Ausführungsgang wird aber bald durchweg vom Darm getrennt und mündet selbstständig hinter dem After. Der vordere Theil des Urnierenganges zeigt mannigfache Windungen, so dass er auf den Querschnitten häufig mehrmals getroffen ist (Taf. IV. Fig. 7; Fig. 10 ug′, ug″).

Das Entoderm hat sich aus der secundären Schichte an ihrer untern Grenze differencirt. Es liegt als eine ein- oder mehrzellige Schichte durch die ganze Breite der Embryonalanlage unter der Chorda und den Mesodermlagern.

Kupffer hat bei Gasterosteus, Spinachia, Gobius, Perca Platessa, Clupea und bei Esox eine kleine Blase nahe dem Hinterende des Embryo gesehen, welche auftrete, wenn die Keimhaut etwas mehr als die Hälfte des Eies umwachsen hat. Er beobachtete am Hechtei (s. zoolog. Anzeiger 1879), dass von der Blase aus ein feiner Spalt durch den Medullarstrang hindurch bis zur Oberfläche zu verfolgen sei. Er setzt das Bläschen der Allantois der höhern Thiere homolog. Kupffer sah dasselbe verschwinden „um die Zeit, wo das Hinterende des Embryo sich frei über die Oberfläche des Eies zu verlängern beginnt,“ und bemerkte, dass seine Epithelzellen den Zellen des Darmepithels ähnlich würden. Ich sehe an Embryonen vom 10. und 11. Tage eine kleine niedrige, von Zellen erfüllte und durch dunklere Zellen wie von einem Epithel begrenzte Blase; darüber ist das Hinterende der Chorda (Taf. III. Fig. 7 u. 16). Bei etwas älteren Embryonen ist die Blase bedeutend grösser, ebenfalls von blassen Zellen erfüllt; das Medullarrohr steht auf derselben auf. Unten gehen die epithelartigen Zellen in eine Schichte flacher Zellen über, wie sie auch die übrige Schwanzdarmanlage zeigt (Fig. 14, 15). In einer ganz ähnlichen Form fand ich die Kupffer'sche Höhle auf Durchschnitten eines Bitterlingsembryos, welcher bereits länger als der grösste Durchmesser und über das Ende des Eies herumgekrümmt war. Bei einem Lachsembryo vom 16. Tage ist die solide Anlage des Schwanzdarmes gegen das Ende hin etwas grösser und höher und scheint in den niedrigeren Anfangstheil dieser Blase überzugehen; eine dahinter gelegene grosse, wenig differenzirte Masse von Zellen scheint der Rest derselben zu sein. Das am Ende noch solide Medullarrohr zeigt zwei deutliche Zelllagen, welche, wenn sie von einander gelöst

würden, einen von oben her eindringenden Spalt begrenzten. Es ist einleuchtend anzunehmen, dass diese Höhle die Stelle bezeichnet, wo in phylogenetisch früherer Zeit das Medullarrohr mit dem Darmrohr communicirte und dass sie der Erweiterung des Schwanzdarmes homolog ist, welche Balfour (No. 1) bei den Selachiern an dieser Stelle beobachtet hat.

Schon vor der Bildung des Darmes wird die Kiemenhöhle angelegt; gleichzeitig mit der Entstehung des Ohrbläschens wächst das Entoderm an den Seiten des Medullarkiels zwischen den Urwirbeln und den Parietalplatten nach oben und aussen, indem es eine geschlossene Falte bildet (Taf. III. Fig. 18).

Die Umformung des Entoderms zum Darmrohr hat folgenden Grundzug: Die unter den Parietalplatten liegenden Zellen des Entoderms werden medianwärts zusammen gedrängt; das Entoderm steigt unter der Chorda und der intermediären Zellenmasse zwischen den medianen Theilen der Parietalplatten in die Höhe und bildet eine hohle Rinne oder eine solide Leiste. Die Parietalplatten haben das Bestreben sich unter dem Entoderm medianwärts zu vereinigen und so dasselbe vom Dotter abzuschnüren.

Diese Bewegungen nehmen im Speziellen in der Kiemengegend folgenden Verlauf: Die Falte des Entoderms, welche die Kiemenhöhle anlegt, wird grösser und rückt weiter gegen das Ectoderm vor, wobei das Entoderm von den Seiten her in die Falte hereingezogen wird; da sich der Körper des Embryo mit der Entstehung des Zwischenraumes zwischen den Parietalplatten etwas gehoben hat, ist in der Medianlinie zwischen dem der Chorda anliegenden Entoderm und dem Dotter eine Höhlung entstanden, die sich seitlich in die Kiemenhöhlen fortsetzt (Taf. III. Fig. 18 ♀); durch die medianwärts von der Seite herandrängenden Parietalplatten wird diese Höhle vom Dotter abgeschnürt, so dass, wenn sich die Parietalplatten in der Medianebene vereinigt haben, das Entoderm ein geschlossenes Rohr, den Vorderdarm bildet (Taf. IV. Fig. 3). Der Kiemenhöhle wachsen jederseits drei Einstülpungen des Ectoderms entgegen und stellen, indem sie in dieselben durchbrechen, die drei ersten Kiemenspalten dar.

Im vordersten Rumpftheil ziehen sich ebenso wie in der Kiemengegend die Entodermzellen medianwärts zusammen und steigen median zwischen den Parietalplatten in die Höhe (Taf. IV. Fig. 2). Hier und in dem ganzen weiter nach hinten gelegenen Theile des

Embryo ist die Anlage des Darmes eine solide; die äusserste Zellenlage scheint dabei die Bewegung zu leiten in ganz ähnlicher Weise, wie die unterste Zellenlage des Ectoderms bei der Bildung des Kiels; sie zeigt deutlich, dass die Anlage des Darmes in der Gegend der Vorniere in einer Aufstülpung des Entoderms besteht (Taf. IV. 2, 7).

In dem übrigen Rumpftheile, wo die intermediären Zellmassen über dem Entoderm liegen, erfolgt die Bildung des Darmes bedeutend später. Wenn die Kiemenhöhle bereits abgeschnürt ist (Embryo vom 16. Tage), bilden hier die Zellen des Entoderms noch ein niedriges, breites Lager, welches seitlich von den Parietalplatten zusammengedrängt wird (Taf. III. Fig. 20; Taf. IV. Fig. 1). Sie ordnen sich in demselben so an, dass ein flaches Rohr entsteht, welches allmälig hohl wird (Taf. IV. Fig. 5, 6); unter dem letzteren vereinigen sich später die Parietalplatten.

Die Anlage des Schwanzdarmes erfolgt wieder rascher. Bei dem Embryo vom 16. Tage zieht sich unter der Chorda zwischen den Urwirbeln eine leistenförmige solide Zellmasse hin, welche ich als Schwanzdarm auffassen zu dürfen glaube (Taf. III. Fig. 19); die älteren Embryonen (Fig. 19) zeigen ein enges Rohr (Taf. IV. Fig. 4); unter diesem wächst von hinten her allmälig das Ectoderm von beiden Seiten zusammen und damit erfolgt die Abschnürung des Schwanzes von der Eikugel. Bei dem Embryo vom 42. Tage war keine Spur des Schwanzdarmes mehr zu erkennen. An seiner Stelle lagen Schwanzaorta und Schwanzvene.

Die mediane Vereinigung der Parietalplatten erfolgt, wie oben angegeben wurde, zuerst unter der Kiemenhöhle; hier entsteht zwischen denselben und, wie ich glaube, aus denselben die Anlage des Herzens. Auf die vielbesprochene Frage nach dem Ursprung der Herzzellen will ich jetzt nicht näher eingehen. Die mediane Wand, welche die beiden Parietalhöhlen trennt, verschwindet, so dass die beiden Höhlen zu einer einheitlichen Leibeshöhle verschmelzen (Taf. IV. Fig. 3); innerhalb derselben steigt wie ein kleiner Pfeiler der jetzt noch nahezu gerade Herzschlauch auf. Dieser Theil der Leibeshöhle wird später Pericardialhöhle. Im Rumpfe treffen die Parietalplatten später ebenfalls medianwärts unter dem Darm zusammen (vgl. den in Taf. IV. Fig. 6 dargestellten Vorgang); zwischen denselben und aus denselben entsteht die Subintestinalvene (Taf. IV. Fig. 9, 11 s. i. v.). Bei dem Embryo vom 42. Tage war im hintern Theil des Rumpfes die Abschnürung des Körpers eine Strecke

weit erfolgt und eine Strecke weit durch folgenden Prozess eingeleitet: Nachdem die mediane Falte der untern Parietalplatte unter dem Darm von beiden Seiten her verwachsen ist, wird die Verwachsungsstelle durchgeschnürt, so dass der Theil der Parietalplatten, welcher den Darm und die Unterseite den Urwirbel bekleidet, mit der untern, welche auf dem Dotter ruht, in der Medianebene nimmer zusammen hängt. Bei der Erhebung des Embryonalkörpers, welche gleichzeitig mit der Bildung des Darmes erfolgte, kam auch die obere Parietalplatte an die Seiten des Darmes zu liegen (Taf. IV. Fig. 5); dieselbe wächst von beiden Seiten um den Darm herum; in der Medianebene findet wieder eine Verschmelzung und eine Durchschnürung statt; so dass der Darm ringsum mit Ausnahme der obern Medianlinie von den beiden Peritonealplatten umhüllt ist, und diese beiden Blätter sich ebenfalls auf dem Dotter befinden (Taf. IV. Fig. 9).

VI. Morphologisches.

Die morphologische Betrachtungsweise habe ich bis jetzt beinahe gänzlich bei Seite gelassen, indem ich mich bemühte, die mechanischen Momente hervorzuheben. Die ganze Entwicklung ist mit mechanischer Nothwendigkeit durch die chemischen und physikalischen Verhältnisse des Eies bestimmt, die man mit Rücksicht auf die Folgen als Veranlagung bezeichnen mag; die letztere ist für die Spezies charakteristisch. Die Morphologie zeigt die Homologien, welche sich in der Entwickelung verwandter Thiere finden; dieselben resultiren aus der gemeinsamen Vererbung, sie sind ein Ausdruck der gemeinsamen Abstammung. Man kann also an die Entwicklungsgeschichte eines Thieres zwei Anforderungen stellen: erstens, dass das mechanische Hervorgehen der einzelnen Stadien aus einander verfolgt werde, und zweitens, dass gezeigt werde, wie die Grundzüge der Entwickelung auf die gemeinsame Abstammung mit andern Gruppen hindeuten, wie sie die allgemeinen Typen in spezieller modifizirter Form aufweisen.

Vor dem Auftreten der Furchungshöhle stellt das Ei eine Morula dar. Der Keim entspricht dem kleinzelligen Theil einer Morula vom Typus der inäqualen Furchung, die intermediäre Schichte

mit der Dotterkugel dem grosszelligen. Die Kerne der intermediären Schichte entsprechen den Kernen der Dotterzellen. Das Stadium, in welchem der Keim als Scheibe von annähernd gleichmässiger Dicke über der Furchungshöhle liegt, ist die Blastula mit dem Blastocoeloma (Taf. IV. Fig. 12 B). Wenn die Bildung der untern Schichte beginnt, wird der Rand der Keimscheibe zum Urmundrand (Taf. IV. Fig. 13 A ☩). Die einwärts wachsende untere Schichte und die intermediäre Schichte mit der Dotterkugel entsprechen der sich einstülpenden Hälfte der Blastula. Die Bildung der untern Schichte schreitet nur an einer Seite der Keimscheibe fort; dieselbe ist homolog der dorsalen Seite der Amphioxus- und der Batrachiergastrula (vergl. Taf. IV. Fig. 13 A, B, C). Gleichzeitig verdrängt der Dotter die Furchungshöhle und wird von dem ventralen Rand der Keimscheibe umwachsen. Dadurch wird die Dotterkugel in das Innere der Gastrula aufgenommen, sie wird eingestülpt (s. das Vorrücken der mit * bezeichneten Stelle in Fig. 12 und 13).

In Folge der Grösse der Dotterkugel existirt zunächst keine Gastrulahöhle; sie müsste zwischen der unteren Schichte und der intermediären liegen (Taf. IV. Fig. 13). Die Kerne des Theiles der letzteren, welcher unter der sekundären Schichte liegt, entsprechen im Typus der Batrachier den Kernen der Dotterzellen, welche die Gastrulahöhle unten begrenzen.

Bei der Umwachsung schiebt der Rand der Keimscheibe den Keimwall vor sich her und zieht dadurch die intermediäre Schichte über den ganzen Dotter. Die Kerne dieses Theiles der intermediären Schichte entsprechen den Kernen der Dotterzellen, welche die Dotterzellenmasse an der ventralen Seite begrenzen (Taf. IV. Fig. 14 A. B., D. o. k).

Wie auch beim Amphioxus und den Amphibien geht an der Dorsalseite der Gastrula aus der entodermalen, d. h. der untern Schichte die Chorda, die beiden doppelblättrigen Mesodermstreifen und der dorsale Theil des Darmdrüsenblattes hervor. Die Prozesse, durch welche dies geschieht, kann man bei den Knochenfischen zur Zeit noch nicht genauer denn als „Differenzirung“ bezeichnen (vgl. Fig. 14 A. B. C).

Dieser morphologischen Deutung der Entwickelungsvorgänge habe ich noch einige erläuternde und erweiternde Bemerkungen beizufügen.

Die Entwickelung der Teleostier lässt sich sehr leicht mit derjenigen der Amphibien, Petromyzonten und Ganoiden homologisiren, wenn man die Dotterzellenmasse der letzteren der intermediären Schichte mit der Dotterkugel entsprechen lässt. Die Berechtigung dieser Auffassung dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, da ja die Dotterkugel der Selachier, für welche Balfour (No. 1) diese Bedeutung so einleuchtend nachgewiesen hat, ebenfalls nur freie Kerne enthält, die denen der Teleostier sehr ähnlich sich verhalten.*) Die Kerne der intermediären Schichte stammen wie die Kerne der Dotterzellen vom ersten Furchungskern ab; das Mischungsverhältniss der protoplasmatischen Substanz ist in der Dottermasse für die erstere so ungünstig, dass keine Furchung zu Stande kommen kann, sondern nur Kerntheilungen auftreten. Die Kerne liegen in dem obern protoplasmareicheren Theile der Dottermasse, welcher als intermediäre Schichte bezeichnet ist. Die Zellen, welche sich um diese Kernen bei manchen Teleostiern bilden, sind Dotterzellen der Batrachier etc. homolog.

Ich vermeide daher für die Teleostier den Ausdruck Discomorula, weil er den Irrthum nahe legt, dass die Keimscheibe allein der morula der andern Formen entspräche.

Im Blastulastadium (Taf. IV. Fig. 12 A u. B) sieht man über der Furchungshöhle bei den Teleostiern wie bei den Batrachiern eine gewölbte Scheibe aus kleinen Keimzellen, deren oberste Zellenlage sich als Deckschicht abgegrenzt hat; unter der Furchungshöhle liegt bei den Batrachiern die Dotterzellenmasse, bei den Teleostiern die intermediäre Schichte mit dem Dotter.

In Folge der Grösse der Dotterkugel bedeckt bei den Salmoniden die Keimscheibe zur Zeit des Beginns der Gastrulation nur einen kleinen Theil der Eikugel; bei der Unke umspannt sie die Hälfte derselben.

Die sekundäre Schichte wächst bei den Salmoniden wie bei der Unke, die ich als Repräsentanten der Amphibien beiziehe, aus dem Rande der Keimscheibe hervor; die Art und Weise ihres Wachsthums gleicht einer Um- und Einstülpung der letzteren (vgl.

*) Hoffmann gibt an, dass bei den Selachiern unter dem Keim eine „an Protoplasma und sehr feinen Dotterkügelchen reiche Schichte" liege, welche der intermediären Schichte der Teleostier entspricht. Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes. Archives Néérlandaises T. XVI.

Taf. I. Fig. 8, 10 ♀; Taf. II. Fig. 2, 3; Taf. IV. Fig. 13). Bei Bombinator geht die untere Schichte an ihrem innern Rande allmälig in die Dotterzellen über; da bei den Salmoniden der Dotter nicht in Zellen getheilt ist, so erscheint die Keimscheibe am Rande sehr scharf abgesetzt. Der eben genannten Uebergangsstelle entspricht die untere Fläche des centralen Randes der untern Schichte, welche dem Dotter fest angedrückt ist. Bei der Unke und den Salmoniden wird die Bildung der untern Schichte am ganzen Rande der Keimscheibe eingeleitet; sie beginnt aber an der dorsalen Seite früher als an der andern und schreitet nur auf dieser weiter fort, während sie im übrigen Umfang bald wieder sistirt wird.

Bei den Batrachiern setzt sich die Deckschicht um den Rand der Keimscheibe herum fort, wenn derselbe zum Urmundrand wird, und geht in das Entoderm über; bei den Salmoniden aber bleibt sie am Keimwall fixirt. Es scheint mir, dass daraus nur die morphologische Bedeutungslosigkeit der Deckschichte folgt.

Das an der dorsalen Seite der Gastrula entstandene Mesoderm zerfällt in die Urwirbelstreifen und die Parietalplatten; zwischen den letzteren entsteht die Leibeshöhle. Die Dotterkugel wird als ein Theil des primitiven Darmepithels von den Parietalplatten umwachsen (Taf. IV. Fig. 14 A, B, C); die Gefässe der Dotterkugel bilden sich wie später die Gefässe des Darmes in der untern Parietalplatte (Taf. IV. Fig. 6, 9).

Phylogenetisch ist das Entoderm der Teleostier nur der dorsale Theil des Darmdrüsenblattes; es entsteht aber aus demselben das ganze Darmepithel, indem es sich medianwärts aufstülpt und darauf die so entstandene Rinne vom Dotter abgeschnürt wird (Taf. III. Fig. 18; Taf. IV. Fig. 2, 5, 6, 7—14 A, B). Der bei diesem Vorgang in der Kiemengegend entstehende freie Raum zwischen Entoderm und Dotter (Taf. III. Fig. 18 ♀) entspricht einem Theil der Gastrula- und Darmhöhle der primitiveren Entwickelungstypen; dasselbe gilt vielleicht von der Kupffer'schen Höhle.

Diese Arbeit wurde im zoologischen Institute der Universität Freiburg ausgeführt.

Für das meinen Bestrebungen geschenkte Interesse und für die freundliche Weise, in welcher mir die Hülfsmittel des Instituts zur Verfügung gestellt wurden, bin ich Herrn Geh. Hofrath Professor Dr. Weismann und Herrn Privatdocent Dr. Gruber sehr zu Dank verpflichtet.

Ich beabsichtige, die Untersuchungen über die Knochenfischentwickelung fortzusetzen und einzelne Fragen, welche hier nur kurz berührt wurden, eingehender zu behandeln.

Tafelerklärung.

Die Contouren sämmtlicher Figuren mit Ausnahme von Taf. I. 11, Taf. II, Taf. IV. 12, 13, 14 sind mit dem Zeichenapparat skizzirt.

Durchgehende Bezeichnungen.

bl. Kupffer'sche Blase.
ch. Chorda.
E. obere Schichte, Ectoderm.
e. Entoderm, Darmdrüsenblatt.
Fh. Furchungshöhle.
i. Z. intermediäre Zellenmasse.
i. S. intermediäre Schichte.
K. Kerne in d. intermediären Schichte.
Kw. Keimwall.
Mk. Medullarkiel.
Mr. Medullarrohr.
m. Mesoderm.
o. Oeltropfen.
pp. Parietalplatten.
Rf. Rückenfurche.
U. untere Schichte.
uw. Urwirbel.

TAFEL I.

Fig. 1. Oberer Theil des Querschnitts eines Lachseies 20 Stunden nach der Befruchtung, s. Seite 15 Anm. R. Rindenschichte. D. Lager zerfallender Dotterelemente an der untern Grenze der Rindenschichte und Keimmasse. Vergr. 22.

Fig. 2. Querschnitt eines Keimes 32 Stunden nach der Befruchtung. Furchungsstadium mit 10 oberflächlichen Segmenten. S. z. D. zur Dotterkugel gehöriges protoplasmatisches Lager mit Dottertheilen und Oelkugeln in verschiedenen Stufen des Zerfalls. Vergr. 34.

Fig. 3. Querschnitt eines Keimes des Bitterlings, Rhodeus amarus. Fh. Furchungshöhle. d. Deckschicht. D. Dotter. Kw. Keimwall. K. Kerne der intermediären Schichte i. S. Vergr. 34.

Fig. 4. Querschnitt eines Keimes des Bitterlings. Anfang der Bildung der untern Schichte U. Vergr. 34.

Fig. 5. Zellen mit Kerntheilungsfiguren aus einem Keim vom vierten Tage. *α.* Kernsubstanz in Chromatin u. Achromatin differencirt. *β.* u. *γ.* Kernspindel mit Kernplatte. *δ. ε.* Bildung zweier neuer Kerne, Verbindungsfaden, radiäre Streifung. Vergr. 180.

Fig. 6. Querschnitt eines Forellenkeimes vom 4. Tag. Vergr. 34.

Fig. 7. Querschnitt eines Forellenkeimes vom 6. Tag. Keim abgeflacht. E′ oberer Theil des Keims aus seitlich comprimirten Zellen. E″ rundliche Zellen. Vergr. 34.

Fig. 8. Querschnitt eines Forellenkeimes vom 7. Tag. U. Untere Schichte. Fh′. Höhle im Keim, wahrscheinlich früher oder

später mit der Furchungshöhle Fh. zusammenhängend. d. Deckschicht. Vergr. 34.

Fig. 9. Querschnitt eines Lachskeimes vom 6. Tag. Vergr. 28.

Fig. 10. Querschnitt eines Lachskeimes vom 7. Tag. E′E″ wie in Fig. 7. U. untere Schichte. Vergr. 22.

Fig. 11. Grundriss eines Lachskeimes vom 8. Tag. α u. β. die Ebene, in welcher der auf Taf. II. Fig. 2 abgebildete Querschnitt liegt.

TAFEL II.

(Fig. 1, 2, 3 nach den Präparaten photographirt von J. Bäckmann, Karlsruhe.)

Fig. 1. Querschnitt eines Lachskeimes vom 6. Tag. Die Schnittrichtung war nicht ganz parallel der durch den dicksten Punkt der Keimscheibe und ihr Centrum gelegten Ebene; ein Schnitt in dieser Richtung hätte die rechtsgelegene Zellenmasse etwas dicker gezeigt, als unsere Figur. Länge des Schnittes 1,4 m/m.

Fig. 2. Querschnitt eines Keimes vom 8. Tag, aus der zweiten Abtheilung Eier, welche sich in Folge kälterer Witterung etwas langsamer entwickelte; in der Richtung $\alpha\beta$. des Grundrisses Taf. I. Fig. 11, Länge des Schnittes 1,5 m/m.

Fig. 3. Nächster Querschnitt stärker vergrössert. H. untere Schichte. E′ seitlich gedrückte und drückende Zellen. E″ rundliche Zellen. D. Deckschicht an den Keimwall sich anschliessend.

Fig. 4. Oberflächenzeichnung eines Keimes vom 8. Tag (aus der ersten Abtheilung Eier). Aus der Querschnittserie dieses Keimes sind drei Schnitte, Taf. III. Fig. 1, 2, 3 skizzirt.

Fig. 5. Oberer Theil eines Eies vom 10. Tag. Embryo etwa 2,5 m/m lang. Die Eiachse liegt nicht parallel der Ebene des Bildes, sondern oben etwas gegen den Beschauer geneigt. Die Ebenen der Taf. III. Fig. 7, 8, 9, 10, 11 skizzirten Querschnitte sind eingezeichnet.

Fig. 6. Seitenansicht eines Eies vom 11. Tag. Embryo etwa 3,5 m/m lang. Die Ebenen der Taf. III. Fig. 12 u. 13 dargestellten Querschnitte sind eingezeichnet.

TAFEL III.

(Die Nummerirung der Querschnitte eines Embryos geht von hinten nach vorn.)

Fig. 1, 2, 3. Querschnitte des Lachskeimes vom 8. Tag, s. Taf. II. Fig. 4. D. Deckschicht. E. Ectoderm aus seitlich

gedrückten Zellen. Mk. Medullarkiel, die unterste Zellenlage des Ectoderms leitet dessen Bewegung. m. Mesoderm. e. Entoderm. ch. Chorda. (Untere Schichte = ch + m + e.) s. Seitentheile der Medullarplatte. mg. Mediane Grenzfurche derselben gegen den Medullarkiel. ρ. Aeussere, laterale Grenze derselben, Linie der spätern Medullarwülste. Rf. Rückenfurche. Vergr. 28.

Fig. 4, 5, 6. Querschnitte eines Embryo vom 10. Tag (aus der zweiten langsamer entwickelten Abtheilung Eier). Fig. 4 aus dem hinteren Drittel, Fig. 5 aus der Mitte, Fig. 6 aus dem vordern Drittel des Embryo, Fig. 6 zeigt, dass die Seitenplatte bei der Aufbiegung ihres lateralen Randes ρ eingeknickt wurde. e'. Verdickung des Entoderms, erstes Anzeichen der Einfaltung des Entoderms zur Bildung der Kiemenhöhle. Vergr. 34.

Fig. 7, 8, 9, 10, 11. Querschnitte des Embryo vom 10. Tag. (1. Abtheilung Eier.) s. Taf. II. Fig. 5. Die Ebenen der Schnitte bilden mit der Dorsoventralebene einen kleinen Winkel. Bezeichnungen wie eben angegeben. Vergr. Fig. 7. 34; Fig. 8—12. 22. Fig. 7 bl. Kupffer'sche Blase mit blassen Zellen erfüllt. In Fig. 8, 9, 10, 11 sind Mesoderm und Entoderm nicht eingezeichnet.

Fig. 12, 13. Querschnitte eines Keimes vom 11. Tag. s. Taf. II. Fig. 6. Vergr. 34. Fig. 12. ch. Anlage des Ohrbläschens durch Einstülpung des Ectoderms. K. Kerne der intermediären Schichte und Dotterkugel. Dieser Schnitt entspricht hinsichtlich der Lage im Embryo ungefähr dem in Fig. 8 dargestellten. Fig. 13. Au. Augenstile, hinter der Stelle getroffen, wo sie aus dem Medullarkiel herauswachsen.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte eines Embryos etwa vom 14. Tag. Vergr. 42. bl. Kupffer'sche Blase in Fig. 15 ganz nahe ihrem Vorderende, in Fig. 14 weiter hinten getroffen. Mr. letzte Andeutung des hintern soliden Endes des Medullarkiels. ç. Geschlossene Spalte nach der Oberfläche?

Fig. 16, 17 u. 18. Querschnitte eines Embryo vom 13. Tag. Länge des Embryo 6,2 m/m, ungefähr $^2/_3$ des Eies sind umwachsen. Fig. 16. 5,7 m/m vom Vorderende. bl. Kupffer'sche Blase. Vergr. 34. Fig. 17. 3,6 m/m vom Vorderende. Mr. Medullarrohr. iz. intermediäre Zellenmasse. pp. Parietalplatten. uw. Urwirbel. Vergr. 42. Fig. 18. 2 m/m vom Vor-

derende. Kh. Kiemenhöhle. ⚓. niedriger Raum zwischen Entoderm und Dotter seitlich in die Kiemenhöhlen übergehend. oh. Ohrbläschen durch Einstülpung des Ectoderms entstanden und von der Deckschicht überzogen. Vergr. 42.

Fig. 19 u. 20. Querschnitte eines Embryo vom 16. Tag. Länge des Embryo 9 m/m. Vergr. 64. Fig. 19. 8,3 m/m vom Vorderende. sd. Schwanzdarm. pp. Zellen, welche den Parietalplatten des Rumpfes homolog sind. Fig. 20. 5 m/m vom Vorderende. uw. Urwirbel, in welchem die der Chorda benachbarten Zellen sich in Muskelzellen umzubilden beginnen.

TAFEL IV.

Fig. 1, 2, 3. Querschnitt eines Embryo vom 16. Tag (desselben wie Taf. III. Fig. 19 u. 20). Länge des Embryo 9 m/m. Vergr. 64. Fig. 1 durch die Anlage der Vorniere, 3,7 m/m vom Vorderende des Embryo entfernt. E. Ectoderm mit der Deckschichte. uwa. Aeusseres Blatt des Urwirbels, eine einfache Zellenlage. uwi. Innere Masse des Urwirbels, aus Muskelzellen bestehend. iz. Intermediäre Zellenmasse. e. Entoderm. upp. Untere Parietalplatte. opp. Obere Parietalplatte. *σ.* if. s. Seite 48. Fig. 2. 3 m/m vom Vorderende. e. Vorderdarm, solid, durch mediane Aufstülpung des Entoderms entstanden. ph. Parietalhöhle. Bei dieser Figur und ebenso bei den Fig. 2, 3, 4, 6, 8, 10 sind nur die Umrisse der Urwirbel gezeichnet. Fig. 3. 2 m/m vom Vorderende. oh. Ohrbläschen, ganz vom Ectoderm abgeschnürt. Kh. Kiemenhöhle. Die beiden Blätter des Entoderms liegen unter der Chorda aufeinander. opp. obere Parietalplatte. Lh. Leibeshöhle durch mediane Verschmelzung der Parietalhöhlen entstanden. dv. der hinterste Theil der Herzanlage, welcher das Aussehen der Dottervenen besitzt.

Fig. 4, 5, 6, 7. Querschnitte eines Embryo vom 19. Tag. Länge des Embryo 10 m/m, der ganze Schwanz des Embryo ist abgeschnürt von der Eikugel. Vergr. 54. Fig. 4. 8,8 m/m vom Vorderende. sd. Schwanzdarm. pp. Zellen unterhalb des Schwanzdarmes, welche wahrscheinlich den Parietalplatten des Rumpfes homolog sind. Fig. 5. 6,7 m/m vom Vorderende, nahe dem Hinterende des Rumpfes. uwa, uwi wie oben bei Fig. 1. ao. Aorta. iz. Intermediäre Zellenmasse, getheilt durch die

Anlage einer gegen den Darm tretenden Arterie (vgl. Fig. 9). e. Enddarm. upp. Untere Parietalplatte, dem Dotter aufliegend. Fig. 6. 5,6 m/m vom Vorderende, Mitte des Rumpfes. ao. Aorta. upp. Untere Parietalplatte mit einer Dottervene, welche quer unter dem Embryo hindurch tritt (s. Vogt No. 30, Taf. II. Fig. 42). Im übrigen Rumpfe haben sich die Parietalplatten noch nicht unter dem Darm vereinigt. Die Zellen der intermediären Zellenmasse haben den gleichen Habitus wie diejenigen der Dottervene. Fig. 7. 4 m/m vom Vorderende durch die Anlage der Vorniere. uwa, uwi, av wie früher. e'. Andeutung der Ausstülpung des Entoderms zur Bildung der Leber? iz. Intermediäre Zellenmasse. λ. Der medianen Vereinigung der Urwirbel angehörige Zellen, welche bis in die Höhe der spätern glomeruli reichen. mv. Ein Theil der spätern Körperwandung, von den Urwirbeln abstammend, auf welchem sich die Brustflosse entwickelt (vgl. Fig. 10). ψ, σ, gl. s. Seite 48.

Fig. 8, 9. 10. Querschnitte eines Embryo vom 42. Tag. Länge des Embryos 13,5 m/m.

Fig. 8. 10,5 m/m vom Vorderende. Vgr. 54. Eine kleine Strecke vor dem After. H. Harnblase. ug. Einmündung des linken Urnierenganges. d. Enddarm. ao. Aorta. v. vena cava. pp. Parietalplatten den Darm umgebend. φ' Netzwerk von Zellen.

Fig. 9. 9,2 m/m vom Vorderende. Hinterer Theil des Rumpfes. Vergr. 64. E. Ectoderm aus einer Zellenlage, welcher die Zellen der Deckschicht aufliegen. Rfl. Dorsale Flossenfalte. Mg. Graue Substanz des Medullarrohres. Mw. Weisse Substanz desselben. uwa. Aeusseres Blatt der Urwirbel; uwi. innere Masse der Urwirbel in Längsmuskeln umgebildet, deren Fasern quer oder schräg getroffen sind. ao. Aorta; von derselben geht eine Arterie zum Darm, welche in die subintestinalvene s. i. v. einmündet. vc. vena cava. Durch die Verwachsung und Durchschnürung der untern Parietalplatten unter dem Darm kam um denselben das eine Blatt upp. und durch die Verwachsung und Durchschnürung der obern Parietalplatten das zweite, opp. zu liegen; zwischen beiden die Leibeshöhle Lh. e. Enddarm. $\varphi, \varphi' \varphi''$. s. Seite 47.

Fig. 10. 4 m/m vom Vorderende. Durch die Vorniere. Vgr. 64. Mg, Mw, uw, ch, ao, vc, wie bei Fig. 9. d. Vorderdarm. gl. Gefässknäuel der Urniere, in welchen eine Arterie eintritt,

wie die weiter nach hinten gelegenen Schnitte zeigen. mv. s. Fig. 7. Bfl. Brustflosse.

Fig. 11. Theil der Seitenansicht eines mit Nelkenöl aufgehellten Embryos vom 42. Tage (vergl. Fig. 9, 10). Vergr. 22. uw. Urwirbel, durch welche die Chorda heller durchscheint. Rfl. Dorsale Flossenfalte. d. Enddarm. e. Epithel desselben. s. i. v. Subintestinalvene. H. Harnblase. Kl. Kloacke.

Fig. 12, 13, 14. Schematische Bilder zur Vergleichung der Entwickelung der Teleostier mit derjenigen der Batrachier und des Amphioxus.

Fig. 12. Blastulastadium. E. Ectoderm. D. Deckschicht. Fh. Furchungshöhle.

Fig. 12 A. vom Lachs. Do. Dotter. Dok. Kerne der intermediären Schichte.

Fig. 12 B. von der Unke (nach Götte No. 6 c. Fig. 28 u. 29). Do'. Masse der Dotterzellen. Dok. Kerne der letzteren.

Fig. 13. Beginn der Gastrulation. ⚓. Umbiegungsstelle der obern in die untere Schichte (U).

Fig. 13 A. vom Lachs, vergl. Taf. II. Fig. 2 u. 3.

Fig. 13 B. von der Unke (nach Götte No. 6 c. Fig. 30 u. 31).

Fig. 13 C. vom Amphioxus (nach Hatschek No. 7. Fig. 29). Die in diesem Stadium schon verschwundene Furchungshöhle ist noch eingezeichnet.

Fig. 14. Querschnitte durch den vorderen Rumpftheil. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Organentwickelungen ist bei der Fig. 14 A. u. 14 B. ausser Acht gelassen und jede Organanlage annähernd in dem der Fig. 14 C. entsprechenden Stadium dargestellt. Rf. Rückenfurche begrenzt von den Rückenwülsten. s. Seitentheile der Axenplatte. e. Obere Hälfte des Entoderms. ch. Chorda. pp. Parietalplatten.

Fig. 14 A. vom Lachs. Mk. Medullarkiel. uw. Urwirbel. Dok. Kerne der Dotterkugel (vgl. Taf. III. Fig. 8, 9, 10; Taf. IV. Fig. 2, 5).

Fig. 14 B. von der Unke (nach Götte No. 6 c. Fig. 73, 93, 112, 114).

Fig. 14 C. (nach Hatscheck No. 7. Fig. 122 u. 117) M. Medullarplatte. m. Mesoderm (noch nicht in Urwirbel und Parietalplatten getheilt).

Verzeichniss der durch Nummern citirten Litteratur.

No. 1. F. M. Balfour, Development of Elasmobranch Fishes 1878.

2. Balbiani, Génération des Vertébrés 1879.

3. Ch. Van Bambeke, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux; mèm. de sav. etrangers, publiés par l'Acad. royale de Belgique 1876.

4. Van Beneden, Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens; Bullet de l'Acad. royale de Belgique, 2° série t. XLIV. 1877.

5. E. Calberla, Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten; Morph. Jahrb. III. 1877.

6. Alexander Götte, a) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. — Der Keim des Forelleneies. (Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. IX. Heft 4. 1873). b) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere III. IV. V.; Archiv f. mikr. Anat. XV. 1878. c) Entwicklungsgeschichte der Unke 1875.

7. Hatschek, Studien über Entwicklung des Amphioxus.

8. E. Häckel, Biologische Studien 1875.

9. Henneguy, Facts of Development of the osseous fishes" in the Annal and magazine of Natural history, XXXV. London November 1880.

10. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. I.

11. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Zoolog. Anzeiger 1878.

11a. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische; Amsterdam 1881. (Als ich diese Abhandlung erhielt, war meine Arbeit schon nahezu druckfertig; wo ich Hoffmann nicht genannt habe, ist meine Ansicht von der seinigen unabhängig).

12. His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung bei Knochenfischen; Leipzig 1873.

13. His, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen) I. Zeitsch. für Anat. und Entwicklgsgesch. 1876.

14. His, II. Archiv f. Anat. und Entwicklgsgesch. 1878.

15. C. Kupffer, Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Archiv für mikr. Anatomie Bd. IV. 1868.

16. Kupffer, Ueber Laichen und Entwickelung der Ostseehäringe 1878.

17. A. Kowalevsky, Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus; Mém. de l'Acad. impér. d. sc. de St.-Pétersbourg VII. série t. XI. No. 4, 1867.

18. A. Kowalevsky, Weitere Studien zur Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus; Archiv für mikr. Anatomie XIII. 1877.

19. A. Lereboullet, Recherches sur le développement de la Truite; Annales des sciences nat. 4e série zoologie t. XVI. 1861.

20. A. Lereboullet, Embryologie comparée du brochet, de la perche et de l'écrivisse. Ann. des sc. nat. 4e s. zool. 1854 t. I.

21. A. A. Lereboullet, Nouvelles recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires; Annales des sc. nat. (5) zool. II. 1864.

22. Jos. Oellacher, Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie; Schultze's Archiv Bd. VIII. 1871.

23. Jos. Oellacher, Ueber eine im befruchteten Forellenkeime zu beobachtende radiäre Structur des Protoplasmas; Berichte d. natwiss. med. Vereines in Innsbruck, V. Jahrg. 1874.

24. Jos. Oellacher, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellencie; Zeitsch. f. wissensch. Zool. Bd. XXII. und XXIII. 1872.

24a. Ph. Owsjannikow, Ueber die ersten Vorgänge der Entwickelung in den Eiern des Corregonus lavaretus; Bullet de l'Ac. imp. des sc. de St. Pétersbourg t. XIX. 1872.

25. W. H. Ransom, Observations of the Ovum of osseous Fishes; Philosophical Transactions, vol. 157 part. II. 1867.

26. Rieneck, Ueber die Schichtung des Forellenkeims; Schultze's Archiv Bd. V. 1869.

27. Salensky, russische Arbeit über Accipenser.

28. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880.

29. S. Stricker, Untersuchungen über die Entwickelung der Bachforelle; Wiener Sitzgsber. Bd. LI., II. Abtheilg. 1865.

30. C. Vogt, Embryologie des Salmones 1842.

31. Carl Weil, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Knochenfische Bd. LXV. Sitzgsb. der K. Akademie der Wissensch. III. Abthlg. Aprilheft 1872.